Agriculture Canada
Service canadien des forêts

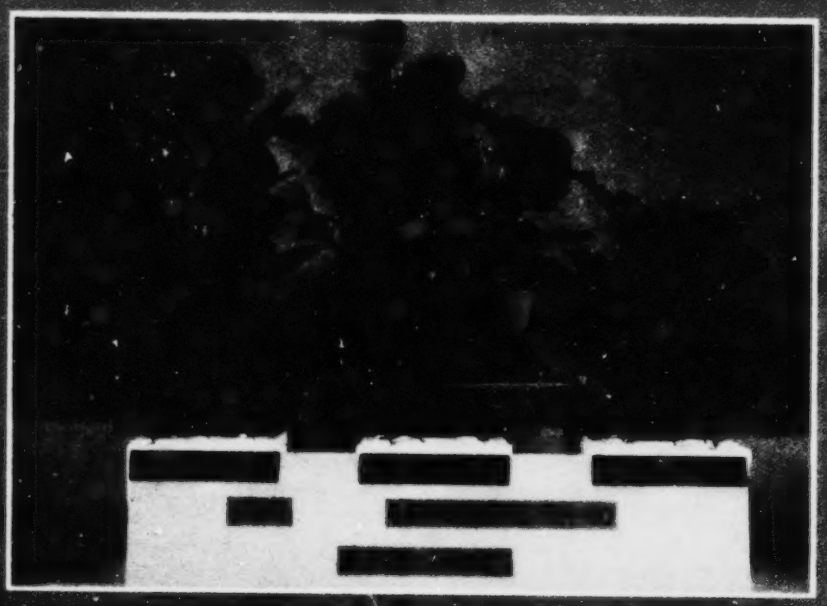
Agriculture Canada
Canadian Forestry Service

Le role de la fixation d'azote en foresterie intensive au Canada

Partie II: Recherche effectuée à l'Université Laval, Québec, sur les arbres et arbisseaux actinorhizes fixateurs d'azote

J.A. Fortin, L. Chatarpaul, et A. Carlisle

Rapport d'information PI-X-29F
Institut forestier national de Petawawa



86-0794/

INSTITUT FORESTIER NATIONAL DE PETAWAWA

L'Institut forestier national de Petawawa (IFNP) a été créé le 1er avril 1979, suite au fusionnement de la Station expérimentale forestière de Petawawa et de deux Instituts établis à Ottawa; celui de l'aménagement forestier et celui de la recherche sur les feux de forêt. En 1980, est venue s'y adjoindre la Direction de la statistique forestière et des systèmes.

Son mandat, comme celui des autres établissements du Service canadien des forêts, est de promouvoir une meilleure gestion et une utilisation plus rationnelle des ressources forestières du Canada, pour le bien économique et social de tous les Canadiens. En tant qu'Institut national, il doit s'attacher à des problèmes qui débordent le cadre régional ou qui nécessitent des compétences particulières de même qu'un équipement coûteux, non disponible aux installations régionales du Service canadien des forêts. La plupart du temps, ses recherches sont effectuées en étroite collaboration avec le personnel des centres régionaux ou des services forestiers des provinces.

L'Institut mène en parallèle deux programmes de recherche:

RECHERCHES SUR LES FEUX ET EN TÉLÉDÉTECTION. D'immenses étendues de terres forestières productives sont ravagées chaque année au Canada par les feux de forêt. Les recherches portent sur le comportement des feux de forêt, sur de nouvelles méthodes pour les combattre. Elles s'attardent aussi à l'évaluation de matériel d'extinction et de retardateurs. Elles s'intéressent encore au développement de systèmes informatisés de défense contre les incendies, systèmes que ne tardent pas à utiliser les organismes qui, à travers le pays, luttent contre les feux. Quel est l'impact des feux de forêt sur l'environnement et l'économie et comment, en sylviculture, tirer parti du feu pour un aménagement intensif des forêts, demeurent aussi la préoccupation des chercheurs.

En télédétection, la recherche veut exploiter les récentes techniques aéroportées et spatiales. A cet égard, ARIES, le système de traitement des images numériques s'avère des plus intéressants.

AMÉNAGEMENT INTENSIF DES FORÊTS. Alors que le Canada accentue ses efforts d'aménagement forestier pour répondre à une hausse prévue de la demande de bois, le rôle de ce programme d'aménagement à l'Institut prendra de plus en plus d'importance. Nul doute qu'un vaste programme de régénération intensive va nécessiter un approvisionnement sûr en semences de haute qualité des espèces voulues. En vue de constituer un meilleur stock de matériel sur pied, des recherches pour l'amélioration génétique des arbres forestiers sont grandement souhaitables. Si l'utilisation accrue de toute la partie aérienne de l'arbre (la biomasse) reste un objectif à atteindre, il faudra cependant étudier avec soin son incidence sur l'environnement; et l'on devra faire de même pour toute autre forme d'aménagement intensif. Des méthodes bio-technologiques permettant d'accroître le rendement tout en maintenant la productivité sont aussi à l'étude.

Pour mener à bien ses programmes de recherche, l'Institut dispose d'une superficie forestière de 98 km² dans la partie ouest de la réserve militaire de Petawawa. Il conserve, depuis les années 20, les registres des expériences et depuis cette même époque ne cesse d'aménager des placettes d'échantillonnage. La forêt sert également de laboratoire pour les écoles de la région. De plus, un centre d'accueil reçoit des visiteurs tout au long de l'été.

La Direction de la statistique forestière et des systèmes (DSFS), établie à l'Institut, est chargée de recueillir et de publier les données sur les ressources forestières du Canada. L'entremise du comité de l'inventaire des forêts, formé de responsables du fédéral et des provinces, facilite grandement ses rapports avec les organismes forestiers provinciaux pour améliorer et uniformiser les données sur ces ressources.

Par l'intermédiaire du programme FORSTATS, qui implique tous les centres régionaux du Service canadien des forêts, la DSFS coordonne, au sein de ce Service, la cueillette et la publication de statistiques nationales sur les forêts du Canada.

À tous les cinq ans, elle publie un inventaire des forêts du Canada. Ce rapport officiel renseigne sur les lieu, superficie, espèce et état de nos forêts. Ses nombreux contacts avec les provinces visent aussi à réunir le plus de données possibles sur les perturbations survenues en forêt: feux, récoltes, insectes, maladies, et opérations d'aménagement. Ces données sont essentielles pour planifier des stratégies à même de favoriser l'aménagement de cette ressource naturelle renouvelable et combien importante.

LE RÔLE DE LA FIXATION D'AZOTE EN FORESTERIE INTENSIVE AU CANADA

PARTIE II

Recherches effectuées à l'Université Laval de Québec, sur les arbres et arbrisseaux actinorhizes fixateurs d'azote

Rapport d'information PI-X-29F

J.A. Fortin[1], L. Chatarpaul[2], et A. Carlisle[3]

[1]Département d'écologie et de pédologie, Faculté de foresterie et de géodésie, Université Laval, Sainte-Foy (Québec) G1K 7P4
[2]Institut forestier national de Petawawa, Chalk River (Ontario) K0J 1J0
[3]Carlisle Consultants, C.P. 1741, Deep River (Ontario) K0J 1P0

Projets ENFOR du Service canadien des forêts P-9, P-78, et P-198

Service canadien des forêts
Institut forestier national de Petawawa
1984

©Ministre des Approvisionnements et Services du Canada 1984
N° de catalogue Fo46-11/29-1984F
ISSN 0228-0736
ISBN 0-662-92764-8

Des exemplaires de la présente publication peuvent être obtenus à l'adresse suivante:

Centre d'information technique et de diffusion
Institut forestier national de Petawawa
Environnement Canada
Chalk River (Ontario)
K0J 1J0

Tél.: (613) 589-2880

This publication is also available in English under the title **The role of nitrogen fixation in intensive forestry in Canada. Part II: Research carried out at Laval University, Quebec, on nitrogen-fixing actinorhizal trees and shrubs.**

Table des matières

Résumé

1 1.0 Introduction

1 2.0 Établissement de parcelles d'aulnes et d'autres espèces d'arbres en vue d'étudier leurs effets sur le rendement et sur la fertilité du sol (C. Camiré, G. Pregent et J.A. Fortin)

1 2.1 Objectifs
1 2.2 Implantation

2 2.2.1 Emplacements
2 2.2.2 Reproduction des arbres
2 2.2.3 Conception expérimentale

4 2.3 Étude de l'emplacement
7 2.4 Survie

7 2.4.1 Parasites et maladies (M. Dessureault)
9 2.4.2 Maladies des aulnes (Alnus) (G. Tardif)
9 2.4.3 Nutrition des arbres dans les tourbières (G. Beaulieu et G. Pregent)

11 2.5 Équations prévisionnelles (G. Pregent)
11 2.6 Implantation de parcelles à la pépinière de l'Université Laval (C. Camiré et R. Camirand)

12 3.0 Contenu nutritif de la litière d'aulnes dans les peuplements d'Alnus rugosa (C. Camiré, I. Girard et C. Godbout)

13 4.0 Compétition entre peuplier hybride et aulne (Alnus glutinosa) (C. Camiré, B. Côté et P. Bellefleur)

16 5.0 Cycle de l'azote chez l'aulne en serre (C. Camiré et B. Côté)

17 6.0 Croissance et survie de diverses provenances d'Alnus glutinosa (L.) Gaertn. (C. Camiré)

20 7.0 Croissance d'Alnus crispa et de Salix sur des tas de matériaux excavés de la région du barrage LG-2, à la baie James (Québec) (C. Camiré)

21 8.0 Relations allélopathiques entre l'aulne et le peuplier (J.R. Thibault, R. Jobidon et P. Younger)

24 8.1 Les acides phénoliques dans les produits de lessivage du peuplier baumier et leur rôle comme produits allélopathiques

24 9.0 Isolement des souches supérieures de Frankia: culture, conservation et inoculation (P. Normand et M. Lalonde)

25 9.1 Prélèvement et isolement
27 9.2 Inoculation et culture
28 9.3 Infectivité
28 9.4 Efficacité
29 9.5 Analyse chromatographique des sucres pour l'identification des souches de Frankia (P. Normand, J.A. Fortin et M. Lalonde)
29 9.6 Production de Frankia et inoculation à grande échelle (J.A. Fortin, M. Lalonde)
31 9.7 Survie de symbiotes sélectionnés de Frankia sur le terrain (M. Lalonde et D.M. Burgess)

32 9.7.1 Espèces d'arbres et d'arbrisseaux
32 9.7.2 Inoculation de Frankia
32 9.7.3 Rendement
35 9.7.4 Expérience de 1982

35 10.0 Relations entre les symbioses actinorhizes, les mycorhizes et la rhizosphère (C. Godbout, M. Couture, B. Côté, J.A. Fortin)

37 10.1 Ectomycorhizes de l'aulne (C. Godbout et J.A. Fortin)
41 10.2 Transfert de l'azote par les ectomycorhizes de l'aulne (M. Couture)
44 10.3 Fixation d'azote dans la rhizosphère (C. Camiré et B. Côté)

45 11.0 Conclusions

45 11.1 Implantation de parcelles à l'aide d'aulnes et d'autres essences
47 11.2 Contenu nutritif de la litière et des sols dans les peuplements d'Alnus rugosa
47 11.3 Croissance d'Alnus et de Populus selon divers mélanges et espacements
48 11.4 Bilan d'azote pour l'aulne
48 11.5 Croissance et survie des provenances d'Alnus glutinosa
48 11.6 Croissance des aulnes et des saules sur des ballastières de la baie James (Québec)
48 11.7 Relations allélopathiques
49 11.8 Isolement, culture, conservation, infectivité, efficacité, production à

grande échelle et utilisation des souches supérieures de Frankia
50 11.9 Survie des symbiotes de Frankia sur le terrain
50 11.10 Relations entre les symbioses actinorhizes, les mycorhizes et la rhizosphère
51 11.11 Conclusions générales

52 Bibliographie

57 Annexe I
64 Annexe II
74 Annexe III
111 Annexe IV

Tableaux

5 1. Emplacement et caractéristiques des plantations expérimentales[1]
5 2. Essences, méthodes de reproduction et provenances
6 3. Caractéristiques physiques du sol des emplacements d'expérience[1]
6 4. Caractéristiques chimiques moyennes des sols[7]
8 5a. Mortalité un an après la plantation, à l'automne 1981
8 5b. Nombre d'arbres vivants, avec pourcentage de mortalité (pour 30 arbres au maximum par parcelle), à l'automne 1982
10 6. Maladies de l'aulne (d'après Tardif, 1982)
14 7. Description des activités financées par le programme ENFOR à la pépinière de l'Université Laval
14 8. Concentration des éléments nutritifs dans les feuilles d'Abies balsamea associés ou non à des aulnes (d'après Girard et Gobout, 1980)
14 9. Teneur en éléments nutritifs (mg) de 100 feuilles de l'année d'Abies balsamea associés ou non à des Alnus rugosa
18 10. Production de biomasse dans l'expérience en serre (plant individuel)
18 11. Fixation d'azote dans l'expérience en serre (plant individuel) en mg
18 12. Excès d'azote (NO_3-) d'après les lysimètres dans l'expérience en serre
19 13. Provenances d'Alnus glutinosa utilisées dans l'expérience
24 14. Acides phénoliques dans les produits de lessivage du peuplier baumier, Populus balsamifera, (d'après Perradin, 1981)
26 15. Liste des provenances dont des souches de Frankia ont été isolées

33 | 16. Espèces d'Alnus et d'Elaeagnus employées pour l'expérience
33 | 17. Provenances d'Alnus et d'Elaeagnus
33 | 18. Provenance des souches de Frankia
34 | 19. Inventaire des semis d'aulnes - Institut forestier national de Petawawa, été 1981
39 | 20. Liste des isolats de champignons employés, avec année d'isolement, hôte associé et degré de formation d'ectomycorhizes avec Alnus crispa, A. rugosa et Populus tremuloides
43 | 21. Masse, concentration d'azote et fixation d'azote chez l'aulne mycorhizé et non mycorhizé (A. crispa)
43 | 22. Masse, concentration d'azote et fixation d'azote chez le pin mycorhizé et non mycorhizé (Pinus strobus)

Figure

3 | 1. Carte de la vallée du Saint-Laurent au Québec. Elle montre la zone générale etudiée dans ce projet. Les lettres "R" et "C" réfèrent respectivement aux bois d'Alnus rugosa et d'Alnus crispa dont on a isolé la Frankia. Les types sporulants et non sporulants furent désignés "+" et "-" respectivement.

AVANT-PROPOS

ENFOR est l'acronyme employé pour désigner le programme de recherche et de développement ENergie de la FORêt (ENergy from the FORest) du gouvernement canadien dont l'objectif est d'acquérir des connaissances et des compétences techniques pour faciliter à moyen et à long terme un accroissement important de l'utilisation de la biomasse forestière pour la production d'énergie au pays. Ce programme fait partie d'une initiative beaucoup plus vaste du gouvernement fédéral en vue de favoriser l'exploitation et l'utilisation des formes d'énergie renouvelables de façon à réduire la dépendance vis-à-vis le pétrole et d'autre sources d'énergie non renouvelables.

Le Service canadien des forêts (SCF) est responsable de la partie du programme consacrée à la production de biomasse où l'on se penche sur des questions intéressant la forêt telles que les inventaires, les techniques de récolte, la sylviculture et les incidences environnementales. (L'autre partie du programme, intitulée "Transformation de la biomasse", porte sur les techniques de transformation de la biomasse en énergie ou en combustibles; elle est la responsabilité de la Direction des énergies renouvelables du ministère de l'Énergie, des Mines et des Ressources.) La plupart des études sur la production de la biomasse, même si elles ont été élaborées par des scientifiques du SCF compte tenu des objectifs du programme ENFOR, sont réalisées à contrat par des consultants en foresterie et des chercheurs spécialistes. Les contrats sont octroyés conformément aux méthodes suivies par le ministère des Approvisionnements et Services pour les marchés scientifiques. On peut obtenir plus d'informations sur le sous-programme de production de la biomasse en s'adressant à un laboratoire de recherche du SCF ou en écrivant à l'adresse suivante:

Secrétariat du programme ENFOR
Service canadien des forêts
Ministère de l'Environnement
Ottawa (Ontario)
K1A 1G5

Le présent rapport a été rédigé suite à l'étude ENFOR P-198 qui a été réalisée à contrat (dossier MAP: KL011-1-0020) par le Service canadien des forêts et l'Université Laval.

RÉSUMÉ

Un programme de recherches à l'Université Laval, financé par le programme ENFOR du Service canadien des forêts, a été mis en oeuvre entre 1979 et 1983 en vue d'établir une base de données scientifiques et techniques pour l'utilisation future de plantes fixatrices d'azote permettant de conserver au sol sa fertilité et d'accroître le rendement en foresterie intensive.

Des expériences sur le terrain, à l'aide d'Alnus et d'autres essences, à divers endroits et selon différents espacements, furent entreprises en vue d'études à long terme. Les premiers résultats obtenus ont montré que la présence d'aulnes augmentait considérablement le rendement chez le peuplier hybride. En outre, l'aulne fournissait environ 40 kg ha^{-1} an^{-1} de litière au sol, et améliorait la taille des feuilles ainsi que les conditions de fixation d'azote de l'espèce associée Abies balsamea. Il y avait nitrification dans l'humus acide d'aulne (pH 3,9).

Des méthodes furent mises au point pour isoler et cultiver les symbiotes Frankia; éprouver leur efficacité; conserver les symbiotes dans une banque de gènes, et les inoculer à grande échelle (un million d'aulnes). Tout est prêt pour la mise en pratique de cette technologie. Les souches de Frankia sporulantes et non sporulantes furent différenciées; enfin, la capacité de sporulation et la série de sucres ont été proposées comme données de base pour déterminer la taxonomie de Frankia.

L'exploitation d'aulnes inoculés montre qu'un approvisionnement suffisant en phosphore est vital pour le développement de cette espèce. Les produits de lessivage de feuilles et de bourgeons de Populus balsamifera renfermaient des acides phénoliques des séries cinnamique et benzoïque, et ils exerçaient des effets allélopathiques sur les aulnes par inhibition de la croissance et de la nodulation, avec comme résultat une germination moindre et la déformation des radicelles.

Contrairement à la croyance voulant que l'aulne soit très spécifique en ce qui concerne ses ectomycorhizes symbiotiques, il se révéla qu'Alnus crispa et Alnus rugosa formaient des ectomycorhizes à réseaux épidermiques de Hartig, avec plusieurs partenaires fongiques. La forme de ces ectomycorhizes différait de celle que l'on retrouvait chez Pinaceae, où les réseaux étaient corticaux. Certains des champignons d'ectomycorhizes chez l'aulne forment des symbioses avec d'autres espèces d'arbres et d'arbrisseaux. La possibilité que le réseau d'hyphes dans les sols forestiers joue le rôle de voie de passage pour l'azote fixé fut vérifiée grâce à une expérience au $^{15}N_2$; malheureusement, les résultats de cet essai ne furent pas concluants.

1.0 INTRODUCTION

La partie II du présent rapport traite du programme de recherches financé par les fonds ENFOR et mis en oeuvre à l'Université Laval. Ce programme devait permettre d'obtenir une base de données et des renseignements génétiques à partir desquels il serait possible de mettre au point des méthodes biologiques d'amendement des sols grâce à la fixation d'azote.

Le programme comprenait six projets. Le premier concernait l'implantation expérimentale d'Alnus (aulne) et d'autres espèces en vue d'études futures portant sur le rôle de ces arbres relativement au rendement en fibre ligneuse et à la fertilité du sol. Dans ce projet, on examinait aussi certains des problèmes de propagation et de plantation, ainsi que les difficultés attribuables aux parasites et aux maladies pendant la période d'implantation.

2.0 ÉTABLISSEMENT DE PARCELLES D'AULNES ET D'AUTRES ESPÈCES D'ARBRES EN VUE D'ÉTUDIER LEURS EFFETS SUR LE RENDEMENT ET SUR LA FERTILITÉ DU SOL

(C. Camiré, G. Pregent, et J.A. Fortin)

2.1 Objectifs

Le but de ces travaux était d'établir des parcelles d'aulnes et d'autres espèces d'arbres en divers endroits, de façon à pouvoir étudier les effets des aulnes sur le rendement et sur la fertilité du sol. Des tentatives antérieures consistant à mélanger l'aulne avec différentes autres espèces (par exemple, dans le sud-est de l'Ontario) se heurtèrent à certaines difficultés entraînant une croissance et un taux de survie très irréguliers. On espérait que les travaux à l'Université Laval permettraient d'élucider certains de ces problèmes. L'implantation devait être suffisamment rapide et efficace pour permettre d'exploiter les sites à des fins de recherches durant la période du contrat, et le but ultime était d'obtenir des parcelles expérimentales bien conçues, de façon à combler la lacune constatée dans la documentation, comme il est mentionné dans la partie I du rapport. La consultation de cette documentation révèle que, même si de nombreuses expériences ont été effectuées pour étudier les effets des légumineuses à rhizobium et des non-légumineuses actinorhizes sur la croissance des arbres et les caractéristiques du sol, bien peu d'entre elles étaient conçues à cette fin, et la plupart comportaient des carences qui empêchaient toute interprétation valable des résultats. Les plantations ENFOR auraient donc, si elles sont réussies, une grande valeur à la fois aujourd'hui et dans le futur.

2.2 Implantation

L'implantation fut effectuée en 1979-80 et 1980-81 avec, par la suite (1981-82 et 1982-83), évaluation du taux de survie, remplacement de plants, analyse des plants et du sol, et aménagement de la parcelle.

2.2.1 Emplacements

Les blocs d'expérimentation étaient situés à Saint-Lambert, Saint-Louis, Villeroy et Amos, tous dans la province de Québec. Les trois premiers se trouvent dans la vallée du Saint-Laurent près de la ville de Québec, et celui d'Amos se situe dans la région boréale au nord-ouest de Val-d'Or. Tous les quatre se trouvent entre les latitudes 46°00'N. et 48°30'N. et les longitudes 69°30'O. et 78°00'O. (figure 1).

Saint-Lambert comptait deux emplacements: l'un renfermait un limon lourd mal drainé, et l'autre était une tourbière. L'emplacement unique de Saint-Louis comportait un sol limoneux, sur lequel se trouvait antérieurement une exploitation agricole. Le site de Villeroy avait un sol de limon sableux bien drainé. L'emplacement d'Amos, lui aussi occupé antérieurement par une exploitation agricole, possédait un sol relativement pauvre, allant d'une texture sableuse bien drainée à un limon argileux médiocrement drainé. Avant la plantation, tous les emplacements furent labourés et hersés et on élimina toute possibilité de reproduction naturelle d'arbres, de façon à réduire la compétition (tableau 1).

2.2.2 Reproduction des arbres

Alnus crispa, A. rugosa, Populus tremuloides, et Pinus banksiana furent tous obtenus à partir de semences dans des pots en papier (50842) contenant de la tourbe et du sable (2:1). Les semis d'Alnus glutinosa furent prélevés à l'état "sauvage" à l'Arboretum de Villeroy. Les espèces Salix spp., les hybrides de Populus, et Populus balsamifera furent obtenus à partir de boutures.

Lors de la reproduction d'Alnus rugosa à partir de semences pour parcelles expérimentales, à Saint-Louis, Villeroy, etc., il y eut des retards dans la production des plants en raison de la présence de graines non viables. Fortin et Dessureault (1982) se penchèrent sur ce problème et observèrent une hypertrophie des bractées, ainsi que des asques de Taphrina robinsoniana, agent fongique pathogène, sur les ovules des fleurs. Un examen plus détaillé révéla une liaison des asques avec des hyphes intercellulaires, ainsi que la présence de tissus collenchymateux et de préembryons avortés. Il semblait y avoir un gradient d'activité pathogène, certains ovules étant plus endommagés que d'autres. Ce champignon réduirait le rendement des semences d'aulne. Les semences provenant de régions plus nordiques (région de la baie James) étaient beaucoup moins touchées et furent utilisées chaque fois que c'était possible.

2.2.3 Conception expérimentale

Les détails de la conception expérimentale sont donnés par Fortin (1981 a, b). On avait prévu l'implantation de 18 parcelles en tout, d'une superficie de 0,4 acre (0,16 ha) chacune, mais en raison d'un manque de stocks, seules quatorze de ces parcelles furent entièrement utilisées; cinq à Amos, trois à Saint-Louis, quatre à Saint-Lambert, et deux à Villeroy. Chaque parcelle était

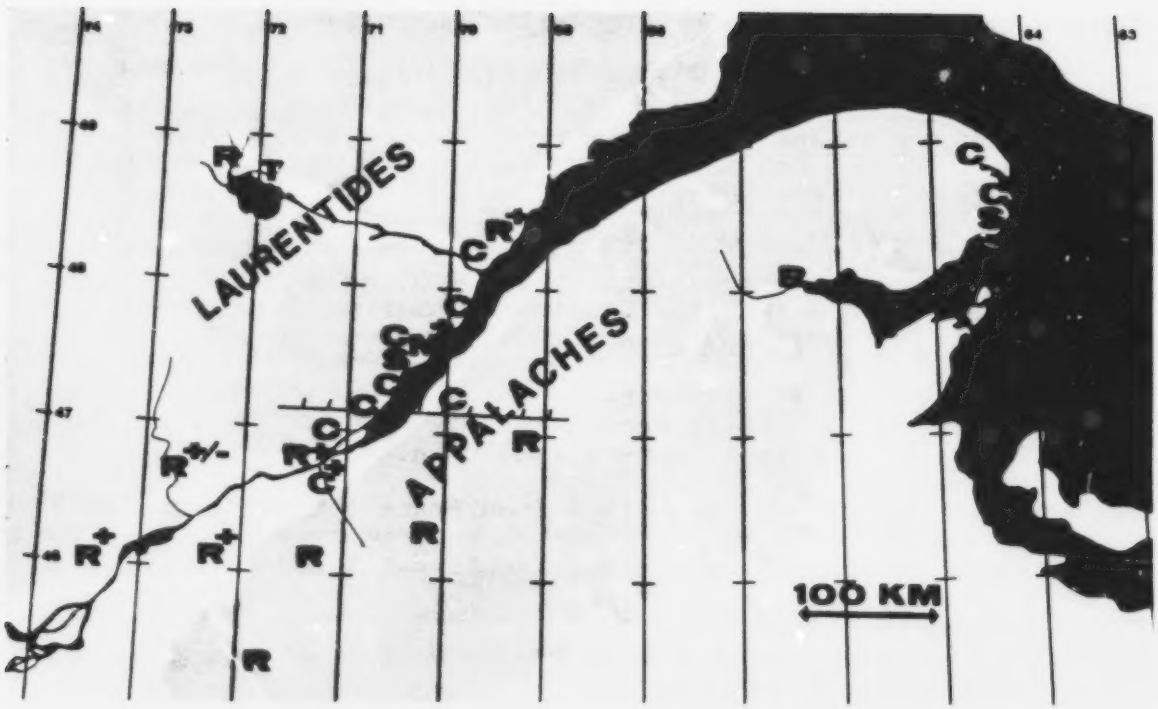


Figure 1. Carte de la vallée du Saint-Laurent au Québec. Elle montre la zone générale etudiée dans ce projet. Les lettres "R" et "C" réfèrent respectivement aux bois d'Alnus rugosa et d'Alnus crispa dont on a isolé la Frankia. Les types sporulants et non sporulants furent désignés "+" et "-" respectivement.

divisée en 32 sous-parcelles, chacune de ces dernières comptant 90 arbres disposés en rangées distantes de 1,2 m, avec un écart de 0,6 m entre deux arbres consécutifs dans chaque rangée. Les aulnes fixateurs d'azote furent disposés en rangées alternant avec les rangées d'essences associées. Une distance de 2,4 mètres séparait deux sous-parcelles consécutives.

Les 19 groupes traités consistaient en sept essences (tableau 2) réparties selon 17 combinaisons, et en deux témoins (désherbé et non désherbé). Les espèces, leur provenance, et la méthode de reproduction sont présentées au tableau 2.

Les groupes traités se répartissaient comme suit:

1) Alnus crispa (Ait.) Pursh.
2) A. rugosa (Du Roi) Spreng.
3) Populus tremuloides Michx.
4) A. crispa + P. tremuloides
5) A. rugosa + P. tremuloides
6) Populus, hybrides (clones USA M52, M53)
7) A. crispa + Populus hybrides
8) A. rugosa + Populus hybrides
9) Salix spp.
10) A. crispa + Salix spp.
11) A. rugosa + Salix spp.
12) Pinus banksiana Lambert (seulement à Saint-Louis et à Amos)
13) A. crispa + P. banksiana (seulement à Saint-Louis et à Amos)
14) A. rugosa + P. banksiana (seulement à Saint-Louis et à Amos)
15) Témoin (désherbé)
16) Témoin (non-désherbé)
17) Populus balsamifera L.
18) A. glutinosa + P. balsamifera
19) A. glutinosa

Tous les groupes ne furent pas utilisés à chaque emplacement. Par exemple, Pinus banksiana ne fut plantée qu'à Saint-Louis et à Amos, où elle remplaçait le peuplier baumier (Populus balsamifera). Le nombre de groupes était fonction de l'approvisionnement en plants. Tous les groupes furent répétés en double dans chaque parcelle, et répartis au hasard dans les sous-parcelles à l'intérieur de chaque parcelle. On trouvera plus de détails dans la partie de Fortin (1981 a et b).

2.3 Étude de l'emplacement

Le sol fit l'objet d'analyses physiques et chimiques, dont les résultats sont résumés aux tableaux 3 et 4. Les rapports précédents de Fortin (1981a et 1981b) renferment davantage de détails à ce sujet. Les proportions des particules de sol selon leur taille furent déterminées par densimétrie; le carbone organique, l'azote total et le phosphore libre furent dosés respectivement à l'aide

Tableau 1. Emplacement et caractéristiques des plantations expérimentales[1]

Région	Endroit	Emplacement[2]
1- Québec	St-Lambert	Sol loameux lourd mal drainé, sur un terrain agricole
1- Québec	St-Lambert	Tourbière
1- Québec	Villeroy	Sol sableux bien drainé
2- Témiscouata	St-Louis	Sol loameux, ancienne exploitation agricole
3- Abitibi	Amos	Ancienne exploitation agricole, gradient de sol sableux bien drainé à loam argileux mal drainé

[1]Pour plus de détails, consulter Fortin (1982).
[2]Tous les emplacements ont été labourés et hersés après l'enlèvement de la régénération forestière.

Tableau 2. Essences, méthodes de reproduction et provenances

Essence	Méthode de reproduction	Provenance
Populus tremuloides	Ensemencement	Université Laval (lots DF, 61) East Angus (lots By, C)
Populus balsamifera	Boutures	Université Laval
Populus x hybride	Boutures	Ministère de l'Énergie et des Ressources Duchesnay (M52, M53, USA)
Alnus crispa	Graines	Rivière Manicouagan (Manic 5)
Alnus rugosa	Graines	Cap-Rouge (lot 141) Rivière-aux-Castors
Alnus glutinosa	Sauvage	Arboretum de Villeroy
Salix alba	Boutures	Ministère de l'Énergie et des Ressources (5012, 5020, 5022, 5023)
Salix nigra	Bourtures	Ministère de l'Énergie et des Ressources (5012, 5013, 5015)
Pinus banksiana	Graines	Pépinière provinciale, Saint-Modeste (2-0)

Tableau 3. Caractéristiques physiques du sol des emplacements d'expérience[1]

Bloc	Sable %	Limon grossier %	Limon fin %	Argile %	Classes de texture[3] %
Saint-Lambert[4]	45	13	23	18	loam
Villeroy[4]	83	6	5	5	sable loameux
Saint-Louis[5]	49	12	20	20	loam
Amos[2/6]	65	10	10	15	loam à sable loameux

[1]On trouvera plus de détails et les coefficients de variation dans Fortin (1982). Toutes les valeurs sont des moyennes pour quatre parcelles par bloc.
[2]Amos s'est révélé un emplacement très variable.
[3]Système canadien de classification des sols.
[4]n = 8
[5]n = 11
[6]n = 16

Tableau 4. Caractéristiques chimiques moyennes des sols[7]

Emplacement	pH	Carbone organique (%)	Azote total (%)	Capacité d'échange cationique (méq/100g^{-1})	Phosphore libre[1] (ppm)	Potassium échangeable[1] (ppm)	Magnésium échangeable[1] (ppm)	Calcium échangeable[1] (ppm)
Saint-Lambert[1]	4,9	1,9	0,13	11,0	54	32	72	438
Tourbière[1]	4,7	50,7	1,22	71,8	28	110	273	13842[3]
Villeroy[1]	4,4	2,0	0,10	17,0	80	24	15	111
Saint-Louis[2]	4,7	4,3	1,9	17,6	94	103	120	92
Amos a)	5,1	1,4	0,07	5,5	53	35	33	546
b)	5,0	2,6	0,11	14,5	88	48	155	1040

[1]Moyenne de 64 parcelles.
[2]Moyenne de 96 prcelles.
[3]Terrain chaulé antérieurement. Les teneurs en magnésium étant également élevées, il est possible que la tourbière ait été recouverte de dolomites (Ca + Mg) par le passé.
[4]Sol sableux.
[5]Sol argileux.
[6]Pour plus de détails, voir Fortin (1982).

de l'oxydation au dichromate, de la macro-technique de Kjeldahl et du réactif de Truog; une solution d'acétate d'ammonium 1N à pH 7,0 permit d'analyser les cations échangeables et de mesurer la capacité d'échange cationique.

Le tableau 3 présente la granulométrie du sol pour chaque emplacement. Les sites de Saint-Lambert, de Villeroy et de Saint-Louis étaient relativement uniformes, alors que le sol d'Amos était beaucoup plus irrégulier. Le tableau 4 donne les caractéristiques chimiques et les capacités d'échange cationique des divers emplacements.

Comme on pouvait s'y attendre, les emplacements étaient très différents l'un de l'autre. Il est évident que les deux sols d'Amos, sableux et argileux, avaient des caractéristiques très différentes, ce qui réduisait d'autant la valeur de l'emplacement comme site expérimental. Les teneurs en calcium et en magnésium de la tourbière montraient qu'elle avait été recouverte de dolomites (Ca + Mg) dans le passé.

2.4 Survie

Après un an, le taux de survie des arbres dans les parcelles fit l'objet d'une évaluation, et il apparut clairement que dans certaines parcelles le taux de mortalité était relativement élevé (tableau 5a). Les pertes de trembles étaient étonnamment élevées (16 % à 38 % près de Québec et 97 % à Amos), et celles d'aulnes relativement lourdes (18 % à 59 %). Par contre, l'hybride de tremble et de saule avait subi peu de pertes, et le pin gris avait bien survécu à Saint-Louis, en dépit de pertes de 63 % à Amos.

Les fortes pertes de trembles étaient dues à une combinaison d'attaques violentes par des parasites et des maladies, ainsi qu'à un gel tardif à Amos; les maladies seront étudiées plus loin. Les autres pertes étaient dues à divers facteurs, comme la présence de mauvaises herbes (particulièrement à Saint-Louis et à Amos), au déchaussement par le gel (par ex. à Villeroy), et au drainage (par ex. à Saint-Lambert et à Amos). Dans la toubière de Saint-Lambert il y avait carence de certains agents nutritifs (par ex. le phosphore), et il faudra peut-être utiliser de l'engrais à cet emplacement pour obtenir un meilleur taux de survie des arbres. Malheureusement, cela aurait comme effet de nuire quelque peu à l'expérience.

Après une année, Amos et les toubières donnaient des résultats très médiocres. Les unités perdues furent remplacées, et le taux de survie en 1982 se révéla bien meilleur (tableau 5b). Même dans ces conditions, Salix échoua sur le sols sableux de Villeroy.

2.4.1 Parasites et maladies (M. Dessureault)

Alnus rugosa et l'essence nouvellement introduite A. glutinosa n'avaient subi aucune perte due aux parasites et aux maladies,

Tableau 5(a). Mortalité un an après la plantation, à l'automne 1981

Essence	Villeroy[1] Nombre(%)	Saint-Lambert[2,3] Nombre(%)	Saint-Louis[2] Nombre(%)	Amos[3,4] Nombre (%)	Total Nombre	Remarques
Populus tremuloides	115 (16)	271 (38)	282 (26)	1390 (97)	2058	Amos - gel après la plantation, au printemps 1980
Populus balsamifera	*	*	-	-		
Populus X hybrid (M52, M53)	29 (4)	50 (7)	54 (5)	305 (21)	438	
Alnus crispa	368 (41)	394 (44)	960 (59)	**	1722	
Alnus rugosa	195 (22)	322 (36)	480 (30)	**	997	
Alnus glutinosa	264 (49)	97 (18)	-	-	361	
Salix alba	125 (17)	90 (12)	402 (37)	-	617	
Salix nigra	-	-	-	146 (10)	146	
Pinus banksiana	-	-	102 (9)	914 (63)	1016	Petits plants employés; gel

* Plantation au printemps 1981 - bon rétablissement avec 5 à 10 % de mortalité.
**Plantation au printemps 1981 - bon rétablissement d'Alnus crispa à la suite de dommages subis à tous les emplacements (5 à 10 % de mortalité).
[1] Cas de déchaussement par le gel.
[2] Problèmes de mauvaises herbes.
[3] Problèmes de drainage.
[4] Gel tardif.

Tableau (5b). Nombre d'arbres vivants, avec pourcentage de mortalité (pour 30 arbres au maximum par prcelle), à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	115(4,2)	119(0,8)	178(1,1)	192(20,0)
PT	94(21,7)	108(10,0)	150(16,7)	
PB	91(24,2)	109(9,2)		
S	107(10,8)	68(43,3)	132(26,7)	190(9,5)
PG			170(5,6)	213(11,3)
PH-AR	114(5,0)	116(3,3)	150(16,7)	
PH-AC	113(5,8)	118(1,7)	177(1,7)	410(14,6)
PT-AR	84(30,0)	112(6,7)	142(21,1)	
PT-AC	103(14,2)	115(4,2)	145(19,4)	204(15,0)*
PB-AG	104(13,3)	116(3,3)		
S-AR	98(18,3)	108(10,0)	141(21,7)	
S-AC	95(20,8)	102(15,0)	147(18,3)	410(14,6)
PG-AR			154(14,4)	
PG-AC			170(5,6)	368(23,3)
AG	117(2,5)	118 (1,7)		
AR	92(23,3)	120(0,0)	153(15,0)	
AC	82(31,7)	117(2,5)	164(8,9)	414(13,8)

*Pour Alnus crispa seulement; Populus tremuloides n'a pas été échantillonné.

alors que l'espèce locale A. crispa avait été gravement endommagée par la tenthrède de l'aulne (Arga macleayi (Leach)). Les saules furent attaqués par le calligraphe (Plagiodera versicolor (Laich)) et par l'orcheste (Orchestes rufipes Lec.). C'est le tremble qui avait subi le plus de dommages, ce qui est assez étonnant vu que cette espèce pousse naturellement dans la région et aurait dû normalement s'adapter aux agents pathogènes locaux. Les trembles avaient subi l'attaque combinée de l'orcheste du saule et de nombreux pucerons, et souffert de brûlures chez les pousses d'un an. La plupart des trembles avaient été complètement défoliés avec, comme conséquence, un taux de mortalité très élevé ou une croissance sensiblement réduite.

Si la plantation du tremble échoue, il sera nécessaire de le remplacer soit par une essence d'une autre provenance, soit par une autre espèce de même type de l'endroit. Il est douteux que des traitements chimiques permettent de surmonter ces problèmes.

2.4.2 Maladies des aulnes (Alnus) (G. Tardif)
Une étude de la documentation traitant des maladies des aulnes fut effectuée grâce à des retombées du programme de recherches ENFOR, et G. Tardif (1982) (tableau 6) prépara un rapport à ce sujet. Il y donne la liste des maladies des graines, des fruits, des fleurs, des semis, des feuilles, des tiges et des racines, avec leurs noms anglais, français et latin, et leur gravité. L'auteur en arrive à la conclusion que les principaux problèmes sont probablement l'apparition de pourriture blanche sur les tiges (particulièrement dans les endroits humides, mais à un degré moindre dans les plantations) ainsi que la déformation des chatons femelles, provoquée par le champignon Taphrina, ce qui a certainement un effet néfaste sur le rendement des semences. Beaucoup d'autres maladies frappent les aulnes, mais très peu d'entre elles semblent graves. À remarquer cependant qu'il y a présence de nombreux myxomycètes sur les aulnes en Europe, particulièrement sur Alnus glutinosa (L.) Gaertner et A. incana (L.) Moënch. Ces eucaryotes sont très communs sur les écorces des arbres, les feuilles et le bois mort, ainsi que sur la matière organique en décomposition. L'action de ces organismes est très mal connue.

2.4.3 Nutrition des arbres dans les tourbières (G. Beaulieu et G. Pregent)
Les problèmes rencontrés à la tourbière de Saint-Lambert eurent des conséquences sur l'implantation en général. Beaulieu et Pregent (1980), après analyse des caractéristiques nutritives des arbres et du sol, conclurent qu'il y avait carence à la fois de phosphore et d'azote.

La tourbe de l'emplacement renfermait 1,2 % d'azote et avait un pH de 4,7; mais, la majeure partie de l'azote (89 % à 99 %) se trouvait sous forme organique, et il n'y avait que 28,5 ppm de phosphore utilisable, ce qui est très bas comparativement aux 52,8 ppm des autres sols minéraux voisins.

Tableau 6. Maladies de l'aulne (d'après Tardif, 1982)

Armillaria root rot	Tache des feuilles[10]
Anthracnose[2]	Chancre mélanconien
Carie brune cubique[1]	Dépérissement mélanconien
Brûlure des feuilles[2]	Chancre nectrien
Butt rot[3]	Dépérissement nectrien
Cloque des chatons[4]	Powdery mildew[11]
Chancre cénangien	Enroulement des feuilles[4]
Chancre cytosporéen	Tache[12]
Pourridié daldinien	Tip blight[13]
Fonte des semis[5]	Chancre à Tremella
Chancre diatrypelléen	Chancre du tronc[14]
Chancre didymosphaerien	Twig blight[15]
Dépérissement[6]	Chancre tympanien
Chancre eutypelléen	Dépérissement valsarien
Fomes root rot	Carie blanche friable[16]
Chancre godronien	Carie blanche du coeur[17]
Carie du coeur[7]	Carie blanche madrée[17]
Chancre hypoxylonien	Carie blanche[17]
Chancre à Hysterographium	Carie blanche de l'aubier[16]
Pourridié laminé[8]	Carie blanche spongieuse[16]
Cloque des feuilles[4]	White stringy rot[16]
Leaf curl[4]	Carie blanche du tronc[17]
Rouille des feuilles[9]	Carie du bois[18]

[1]Ex.: Coniophora; [2]Ex.: Cercoseptoria; [3]Panus torulosis Fr.; [4]Taphrina spp.; [5]Fusarium oxysporum Schlecht.; [6]Cryptospora, Valsa; [7]Ex.: Hericium, Pholiota; [8]Ex.: Phellinus (syn.: Poria); [9]Melampsoridium; [10]Ex.: Sphaerulina; [11]Ex.: Microsphaera; [12]Chlorociboria; [13]Microsphaerella; [14]Hymenochaete; [15]Melanconium; [16]Ex.: Stereum; [17]Ex.: Poria; [18]Corticum

Après analyse du feuillage et du sol, les auteurs sont arrivés à la conclusion que la carence en phosphore à la tourbière diminuait le pouvoir de photosynthèse chez les aulnes. Cela réduisait à son tour la quantité d'énergie utilisable par les associations symbiotiques, tant mycorhizes qu'actinorhizes, d'où une absorption moindre d'azote et de phosphore combinés.

2.5 Équations prévisionnelles (G. Pregent)

On mesura sur le terrain la hauteur totale et le diamètre de 30 arbres par parcelle, et un arbre fut choisi au hasard dans chaque parcelle aux fins d'analyse. Lorsque les arbres avaient plus d'une tige, c'est la plus longue qui était mesurée. Les diamètres étaient mesurés au niveau du collet des racines dans le cas des arbres reproduits à partir de semences, et au-dessus de la bouture lorsque les arbres avaient été obtenus par bouturage. Les arbres de la zone tampon furent fractionnés en diverses composantes (feuilles, tiges + pousses), séchées (65°C), pesées et analysées. En tout, on préleva 1 359 échantillons pour analyse, soit 453 échantillons de feuilles, 453 échantillons de tiges et de pousses, et 453 échantillons des troisième et quatrième feuilles de tous les arbres, excepté Salix (5e feuille) et le pin gris (année en cours). Les échantillons furent broyés pour passer au crible de 20 mailles et analysés pour l'azote (micro-Kjeldahl), le phosphore (jaune vanadomolybdophosphorique + incinération + $NH_4C\ell$), le potassium, le magnésium et le calcium (incinération et spectrophotométrie de flamme).

On essaya plusieurs formes d'équations biomassiques (linéaire, multiple-linéaire, et allométrique). Finalement, c'est l'équation allométrique

$$\text{Log } Y = a + b \text{ Log } x$$

où $x = (\text{diamètre})^2 \times \text{hauteur}$ (c'est-à-dire D^2H) ou D.H.,
qui fut retenue parce qu'elle donnait la plus petite erreur dans les variantes par la méthode des moindres carrés.

Les équations permettant de prévoir la biomasse et le contenu nutritif des arbres sont données aux tableaux de l'appendice. Ces équations seront très utiles pour les prévisions futures en ce qui concerne la biomasse et la teneur des arbres à mesure que l'expérience progresse. La biomasse et le contenu nutritif des arbres de ces parcelles furent déterminés à l'aide des équations d'étalonnage. Les appendices II et III présentent les données ainsi obtenues pour chaque emplacement.

2.6 Implantation de parcelles à la pépinière de l'Université Laval (C. Camiré et R. Camirand)

En 1980, l'Université Laval mit 0,55 ha de pépinière sur le campus à la disposition de la faculté de foresterie, et en 1981 on y commença l'implantation de parcelles grâce aux fonds ENFOR. Ce secteur renfermait précédemment des essences feuillues, et le sol

était limoneux. Le désherbage à la main se heurta à certaines difficultés, et il fut renforcé par des herbicides.

Le tableau 7 donne la liste des travaux ENFOR effectués à cet endroit. Une partie de la surface est utilisée pour la croissance de plants de Populus, Alnus, Salix, Comptonia, etc., servant aux expériences décrites ailleurs dans le présent rapport, mais certaines études portèrent également sur des provenances d'Alnus glutinosa, sur la compétition entre aulnes et peupliers, et sur le cycle de nutrition.

3.0 CONTENU NUTRITIF DE LA LITIÈRE D'AULNES DANS DES PEUPLEMENTS D'ALNUS RUGOSA (C. Camiré, I. Girard et C. Godbout)

Bien qu'on commence à connaître quelque peu les sols situés en dessous de l'aulne de l'Orégon (Alnus rubra Bong.) ainsi que les caractéristiques de sa litière, le sol et la litière des peuplements d'Alnus rugosa sont très mal connus. Girard et Godbout (1980) étudièrent donc des peuplements d'Alnus rugosa var. americana (Regel) Fern. pour obtenir des données préliminaires, parallèlement à l'implantation expérimentale des parcelles de Saint-Louis, Saint-Lambert, Villeroy et Amos. Ils étudièrent deux peuplements d'aulnes près de la Guadeloupe, et un autre près de Courcelles, dans une région située au sud de la Beauce (Québec), entre 45°59' et 45°52' de lat. N., et 70°58' et 70°54' de longitude O. La majeure partie de la végétation environnante était constituée de forêts de conifères ou d'essences mixtes. Les hauteurs moyennes des aulnes dans les trois parcelles étaient respectivement de 3,5 m, 6,0 m et 3,8 m; les arbres étaient âgés d'environ 16 à 21 ans.

Les types de sols étaient les suivants: gleysol (emplacement 1); régosol (emplacement 2); mésisol (emplacement 3). Le drainage était de médiocre à modéré, et le pH, qui variait selon la profondeur de l'échantillon, était d'environ 4,9 à 5,0 entre 0 et 10 cm, ce qui correspond au pH signalé pour un peuplement d'Alnus rugosa sur un gleysol par Gradtner et Lafond (1958).

Dans ces peuplements, les feuilles renfermaient de 2,2 % à 2,3 % d'azote et environ 465 à 870 ppm de phosphore. En outre, ces mêmes feuilles contenaient de 3 060 à 5 980 ppm de potassium, 2 630 à 3 950 ppm de magnésium et 3 560 à 5 860 ppm de calcium.

Dans certaines parties des peuplements d'aulnes il y avait des sapins baumiers (Abies balsamea (L.) Mill.), dont le contenu nutritif des feuilles fut comparé à celui de sapins non associés à des aulnes. En ce qui concerne les concentrations, l'aulne n'avait aucun effet marqué sur la teneur nutritive (tableau 8), mais les feuilles de sapins baumiers associés à des aulnes étaient plus lourdes (458 mg par 100 feuilles de l'année) que celles de

sapins non associés aux aulnes (288 mg par 100 feuilles). Par conséquent, en valeurs absolues (mg par 100 feuilles), les teneurs en N, P, K, Ca et Mg des feuilles de sapins associés aux aulnes étaient toutes plus élevées que dans le cas des sapins non associés aux aulnes (tableau 9). Par exemple, la teneur en azote des feuilles de sapins était de 8,04 mg par 100 feuilles dans le peuplement avec aulnes, alors qu'elle n'était que de 4,41 mg par 100 feuilles dans les peuplements sans aulnes. Ces résultats préliminaires montrent qu'il est préférable d'utiliser les valeurs absolues lorsqu'on veut évaluer les effets de l'aulne sur d'autres espèces. Les auteurs observèrent que la litière de feuilles d'aulnes pesait 1 600 kg ha^{-1} an^{-1} et apportait environ 43 kg ha^{-1} an^{-1} d'azote au sol. Ils constatèrent également in vitro qu'il y avait une importante production d'azote minéral dans l'humus d'Alnus rugosa, et que la nitrification était importante même à un pH très bas (3,9), ce qui laisse supposer la présence de souches de bactéries acidophiles nitrifiantes.

4.0 COMPÉTITION ENTRE PEUPLIER HYBRIDE ET AULNE (ALNUS GLUTINOSA)

(C. Camiré, B. Côté et P. Bellefleur)

Au printemps de 1981, une expérience fut mise en route à la pépinière du campus de l'Université Laval en vue d'étudier l'interaction entre le peuplier hybride (Roxbury), qui sera probablement utilisé en foresterie intensive, et Alnus glutinosa provenant de Villeroy. Cette dernière essence a été retenue, car même si elle n'est pas commune au Canada, elle a une tige bien définie et s'acclimate bien aux conditions de l'est du Canada (obs. pers.).

Quatre combinaisons d'arbres (aulne seul, 2 aulnes pour 1 peuplier, 1 aulne pour 2 peupliers, peuplier seul) furent utilisées selon trois espacements différents (33 cm, 66 cm, 99 cm), sur 36 parcelles de 5 m x 5 m. Des lysimètres en céramique furent installés dans 12 des parcelles. Les résultats sont présentés individuellement en fonction des arbres en kg ha^{-1} (appendice IV). Une expérience en serre fut conduite parallèlement.

On consigna chaque mois la hauteur, le diamètre et le poids des arbres, ainsi que la teneur en azote des lysimètres. Les données de l'appendice IV montrent que dans le cas d'un espacement réduit (33 cm), les tiges des peupliers sont relativement lourdes, particulièrement lorsque le peuplier est associé à deux aulnes, ce qui montre l'effet de l'aulne et de l'association symbiotique avec fixation d'azote. À un espacement de 66 cm, l'effet de l'aulne sur le poids de la tige de peuplier était moindre, et à 99 cm le poids des tiges de peuplier était comparable à celui des tiges provenant de parcelles de peupliers seuls. La présence de l'aulne (appendice IV) entraînait une augmentation du poids de la tige individuelle ainsi que du poids (tiges + feuilles),

Tableau 7 Description des activités financées par le programme ENFOR à la pépinière de l'Université Laval

Chercheurs	Étendue (m)	Activité
1. C. Camiré P. Bellefleur	60 x 36	48 parcelles de 5 x 5 m d'Alnus glutinosa et d'hybrides de Populus employées pour l'étude de la concurrence et du cycle des éléments nutritifs.
2. J.R Thibault	10 x 25	Étude des effets allélopathiques de Populus balsamifera sur Alnus rugosa.
3. R. Camirand	15 x 10	Matériel de reproduction pour les parcelles de Saint-Louis, Villeroy, etc. Alnus rugosa, Alnus glutinosa, Populus tremuloides, hybrides de Populus (M52, M53) et Salix alba.
4. R. Camirand	30 x 15 15 x 15	Étude de la croissance et de la survie de 43 provenances d'Alnus glutinosa.
5. R. Camirand	20 x 2,5	Culture de plants de non légumineuses actinorhizes à des fins expérimentales (ex.: Comptonia).
6. Autres travaux non associés à ENFOR		Plants d'Ulmus americana L., Juglans nigra L. et Fraxinus spp., etc.

Tableau 8. Concentration des éléments nutritifs dans les feuilles d'Abies balsamea associés ou non à des aulnes (d'après Girard et Godbout, 1980)

Emplacement	Âge des feuilles du sapin baumier	N %	P ppm	K ppm	Mg ppm	Ca ppm
Peuplement d'aulnes	de l'année	1,71	925	4960	975	4800
	autres	1,48	720	3390	780	7760
Peuplement de sapins baumiers	de l'année	1,57	1000	5410	1320	3560
	autres	1,42	705	2500	1240	10200

Tableau 9. Teneur en éléments nutritifs (mg) de 100 feuilles de l'année d'Abies balsamea associés ou non à des Alnus rugosa

Emplacement	Masse moyenne de 100 feuilles (mg)	N	P	K (mg)	Mg	Ca
Peuplement d'aulnes	458	8,04	0,46	2,45	0,48	2,43
Peuplement de sapins baumiers	288	4,41	0,30	1,63	0,41	1,11

comparativement aux parcelles de peupliers seuls, excepté pour l'espacement le plus grand où l'aulne et le peuplier croissaient pratiquement indépendamment l'un de l'autre. L'appendice IV reflète de nombreuses interactions complexes entre les arbres pris individuellement, lesquelles seront analysées.

Un examen des données relatives au rendement total par unité de surface (kg ha^{-1}) révèle une variation beaucoup plus consistante (appendice IV). Premièrement, le rendement total en tiges et en feuilles des parcelles mixtes est double ou triple de celui des parcelles renfermant seulement des peupliers. Par exemple (appendice IV), à un espacement de 33 cm, l'apport dans les parcelles de peupliers seuls se chiffrait à 4 060 kg ha^{-1} an^{-1}, comparativement à 8 460 kg ha^{-1} dans la parcelle avec 2 aulnes pour 1 peuplier. Cet effet persiste aux espacements plus grands. À remarquer que dans tous les cas les peuplements d'aulnes seuls donnaient des rendements beaucoup plus élevés que ceux des peupliers hybrides seuls. La croissance de la tige variait de la même façon.

La méthode d'analyse au ^{15}N (appendice IV) a permis de déterminer que la fixation moyenne d'azote par l'aulne représentait 68 % de son azote total (env. 80 kg N ha^{-1} par les parties aériennes). L'excès de minéralisation de l'azote (NO_3-) était le plus fort dans les parcelles d'aulne seul (appendice IV). L'excès d'azote libéré par minéralisation augmentait avec la proportion d'aulnes dans les peuplements. Cela est peut-être dû à une absorption moindre d'azote par l'aulne, qui peut subvenir à ses besoins par symbiose fixatrice d'azote. La perte d'azote par percolation était négligeable.

Dans cette expérience et dans celle en serre de la partie 5, les arbres étaient assez proches pour entrer en compétition; le peuplier poussait plus vite en présence de l'aulne, probablement en raison d'un certain commensalisme entre les deux espèces, plutôt que d'un transfert direct d'azote de l'aulne au peuplier. Il n'y avait aucun signe d'allélopathie, même s'il est bien connu que les produits de lessivage des feuilles et des bourgeons de peupliers réduisent la nodulation, ainsi que la germination et la croissance chez les aulnes (voir partie 8). À partir de ces résultats, deux hypothèses furent formulées. La première: l'aulne, en raison de son association symbiotique fixatrice d'azote, absorberait moins d'azote à partir du sol, ce qui en laisserait davantage au peuplier associé, d'où une compétition moindre pour cet élément. Deuxième hypothèse: le peuplier explorerait un volume plus grand de sol que l'aulne, ou explorerait le même volume de sol, mais sur une saison de croissance plus longue que celle de l'aulne. Les deux phénomènes pourraient jouer.

Les parcelles mixtes de peupliers et d'aulnes, ont un rendement d'environ 10 tonnes ha^{-1} après 2 ans (5 tonnes ha^{-1} an^{-1}) sans application d'engrais chimiques, et avec une

absorption moindre d'azote à partir du sol en raison de la fixation biologique d'azote par l'aulne. Ces parcelles mixtes d'aulnes-peupliers avaient un rendement supérieur à celles de peupliers seuls, et parfois inférieur à celui de parcelles d'aulnes seuls, les taux de rendement étant fonction de l'espacement. Les parcelles continueront à faire l'objet d'observations qui permettront de déterminer si les peuplements mixtes bénéficieront finalement d'une meilleure croissance que ceux d'aulnes seuls, et pour étudier tout changement éventuel dans le cycle et la répartition de l'azote.

5.0 CYCLE DE L'AZOTE CHEZ L'AULNE EN SERRE (C. Camiré et B. Côté)

Le prinicpal objectif de cette étude était d'établir un bilan pour l'azote dans le cas de l'aulne (Alnus glutinosa), et d'évaluer les diverses voies de passage de l'azote chez cette espèce, ainsi que les effets de l'aulne sur le sol, et son influence sur la nutrition minérale du peuplier (peuplier hybride et tremble). L'expérience sur le terrain a été décrite précédemment à la partie 4. Le présent rapport traite d'une expérience parallèle en serre.

Les plantes furent installées dans 16 boîtes en plexiglass de 60 cm x 60 cm, renfermant 85 kg de sol de pépinière. Chaque boîte reçut deux lysimètres en céramique et 16 arbres. Il fut ainsi possible de surveiller et de faire varier la température de l'air (maximum 30°C, minimum 20°C à 25°C), la température du sol (17°C à 21°C), la teneur en eau du sol (à peu près la même que sur le terrain), ainsi que la sortie et l'entrée des agents nutritifs.

Les peuplements traités renfermaient différentes proportions d'Alnus glutinosa (A) et de trembles (T), soit 2 A:0T; 1A:1T; 0A:2T; 0A:0T. La hauteur, le diamètre et le poids des arbres furent déterminés régulièrement, et on analysa les feuilles, les tiges et les racines pour l'azote. La teneur en azote du sol fut mesurée au début et à la fin de l'expérience, les teneurs en NH_4+, NO_3- et en azote organique des percolats du lysimètre faisant l'objet d'analyses hebdomadaires.

L'absence de nodulation chez les aulnes signifiait qu'il n'y avait aucune fixation symbiotique d'azote. Ce résultat négatif est extrêmement utile du fait que les aulnes sans nodules sont rares et d'une très grande valeur expérimentale lorsque des associations symbiotiques viennent compliquer les caractéristiques étudiées. De cette façon dispose aussi d'un témoin pour l'étude de la fixation de l'azote sur le terrain à l'aide de la méthode à l'isotope ^{15}N. La production de biomasse est présentée au tableau 10, et il apparaît clairement que la production totale est plus élevée (2x) dans les deux groupes renfermant des aulnes. L'aulne seul avait un rendement beaucoup plus élevé (2x) que le

tremble seul. La teneur en azote était nettement plus élevée (2x à 3x) dans les peuplements d'aulnes, en dépit du fait que ces derniers ne formaient pas de nodules et ne fixaient pas l'azote (tableau 11). L'excès d'azote minéralisé (NO_3-) dans les parcelles d'aulnes était sensiblement plus faible (176 mg NO_3-semaine^{-1}) que dans les parcelles de peupliers (200 mg NO_3-semaine^{-1}) ou dans les parcelles sans arbres (OA:OP) (222 mg NO_3- semaine^{-1}) (tableau 12). En raison de ces fluctuations, il ne fut pas possible d'évaluer les pertes par dénitrification.

La minéralisation excessive d'azote, comparativement à son absorption par la plante, enlève pratiquement toute valeur aux résultats du lysimètre.

6.0 CROISSANCE ET SURVIE DE DIVERSES PROVENANCES D'*ALNUS GLUTINOSA* (L.) GAERTN.

(C. Camiré)

Alnus glutinosa n'est pas originaire du Canada; c'est une espèce tres répandue en Europe et en Asie. On sait que certaines provenances d'*Alnus glutinosa* s'adaptent très bien dans l'est du Canada. Une expérience fut mise sur pied pour étudier la croissance et le rendement de 43 *Alnus glutinosa* provenant d'Europe, à la pépinière de l'Université Laval, à Sainte-Foy (Québec). Dans cette pépinière, les températures moyennes sont de 20,5°C en juillet et de -11,2°C en janvier, et la moyenne des précipitations atteint 131,4 mm en juillet et 95,9 mm en janvier (y compris la neige). Il y a des périodes de gel jusqu'au début de mai, et elles commencent dès les premiers jours d'octobre, avec en tout 201 jours sans gel pour toute l'année.

Les caractéristiques des semences et des semis, ainsi que la capacité de germination sont décrites en détail par Fortin (1982). L'inoculum aux actinomycètes était du type *Frankia* ACNI^{AG}.

Les provenances des arbres sont données au tableau 13. La plupart des semences provenaient d'Europe (par ex. de chez H. Weisgerber du Forschungsinstitut für Schnellwachsende Baumarten en Allemagne), de peuplements tant naturels qu'artificiels; une seule provenance des Etats-Unis (0X03). Les provenances comprenaient des génotypes des pays suivants: Union soviétique, Pologne, Finlande, Estonie, Tchécoslovaquie, Allemagne, Suisse, France, Yougoslavie, Norvège, Suède, Danemark, Irlande et États-Unis, ce qui correspond à une zone située entre les latitudes 61°48'N. et 41°56'N.

Les plantes furent mises en serre, avec exposition de 15 heures à la lumière du jour, puis mesurées après 11 semaines pour une évaluation préalable avant leur transfert à l'extérieur en septembre dans des espaces ombragés, puis dans les parcelles expérimentales le 7 octobre 1981.

Tableau 10. Production de biomasse dans l'expérience en serre (plant individuel)

Rapport des espèces		Biomass - masse sèche (g/plant) Feuille P	Feuille A	Feuille AP	Tige P	Tige A	Tige AP	Racine P	Racine A	Racine AP	Total P	Total A	Total AP
2A			2,4a[1]	2,4a		1,4a	1,4a		1,3a	1,3a		5,1a	5,1a
1A	1P	2,9a	1,9a	2,4a	1,8a	1,1a	1,5a	0,6a	1,4a	1,0b	5,3a	4,4a	4,9a
2P		1,4b	-	1,4b	0,7b	-	0,7b	0,2b	-	0,2c	2,3b	-	2,3b

[1]Test de Duncan. Des lettres différentes indiquent des différences significatives (0,05).

Tableau 11. Fixation d'azote dans l'expérience en serre (plant individuel) en mg.

Rapport des espèces		Feuille P	Feuille A	Feuille AP	Tige P	Tige A	Tige AP	Racine P	Racine A	Racine AP	Total P	Total A	Total AP
2A			90a	90a[1]		16a	16a		14a	14a		120a	120a
1A	1P	107a	63b	85a	19a	11a	15a	5a	14a	9b	131a	88a	109a
2P		38b	-	38b	5b	-	5b	1b	-	1c	44b	-	44b

[1]Test de Duncan.

Tableau 12. Excès d'azote (NO_3-) d'après les lysimètres dans l'expérience en serre

Rapport des espèces		NO_3-(mg NO_3-/sem.)[1]
2A		176a[2]
1A	1P	105a,b
2P		200b
0A	0P	222b

[1]La concentration d'ammonium (NH_4+) était très faible comparativement à celle du nitrate (NO_3-) et ne présentait aucune tendance particulière.
[2]Test de Dunn.

Tableau 13. Provenances d'Alnus glutinosa utilisées dans l'expérience

Provenance[1]	Endroit	Latitude	Longitude	Altitude (m)
2144	Molde, Norvège	62°42'N	7°40'E	20
2612	Turku, Finlande	60°25'N	22°15'E	5
2634	Helsinki, Finlande	60°22'N	25°02'E	60
2652	Hameenlinna, Finlande	60°55'N	24°25'E	100
2673	Ikaalinen, Finlande	61°43'N	23°13'E	90
2812	Tartu (Estonie), Union soviétique	58°10'N	27°36'E	50
2813	Tartu (Estonie), Union soviétique	58°10'N	27°36'E	50
5420	Bialowiseza, Pologne	52°30'N	23°50'E	150
5813	Banska Stiavnika, Tchécoslovquie	48°27'N	18°55'E	475
4X56[2]	Baden-Wurttemberg, Allemagne de l'Ouest	--	--	-
6313	Basel, Suisse	47°33'N	7°57'E	350
6365	Aarau, Suisse	47°18'N	8°03'E	455
6513	Luneville, France	48°30'N	6°29'E	240
6523	Nancy, France	48°47'N	6°18'E	225
6531	Nancy, France	48°48'N	6°16'E	240
0X03	Luther, USA	41°56'N	93°52'W	290
7242	Durdevac, Yougoslavie	46°05'N	17°05'E	113
2163	Steinkjer, Norvège	64°12'N	12°14'E	50
7213	Zagreb, Yougoslavie	45°49'N	16°01'E	120
7221	Novoselec, Yougoslavie	45°35'N	16°31'E	95
2811	Tartu (Estonie), Union soviétique	58°10'N	27°36'E	50
2125	Oslo, Norvège	59°46'N	10°47'E	45
2220	Sakskobing, Danemark	54°45'N	11°30'E	-
1721	Wrexham, Royaume-Uni	52°57'N	3°02'W	50
4714	Offenburg, Allemagne de l'Ouest	48°30'N	8°00'E	140
4723	Offenburg, Allemagne de l'Ouest	48°30'N	8°00'E	140
7234	Durdevac, Yougoslavie	46°05'N	17°05'E	115
5621	Brzesko, Pologne	49°50'N	20°10'E	220
1111	Killeshandra, Irlande	54° 'N	7°30'W	60
4713	Offenburg, Allemagne de l'Ouest	48°30'N	8°00'E	140
2113	Oslo, Norvège	59°40'N	10°47'E	80
6535	Nancy, France	48°48'N	6°16'E	240
4X55[2]	Baden-Wurttemberg, Allemagne de l'Ouest	--	--	-
2X03	Kristianstad, Suède	56°07'N	13°57'E	40
2X02	Hassleholm, Suède	56°07'N	13°50'E	30
4X31[3]		46°50'N	13°35'E	600
4X53	Munich, Allemagne de l'Ouest	48° 'N	11° 'E	650
5411	Brzeziny, Pologne	51°48'N	19°50'E	168
2912	Riga, Union soviétique	56°44'N	24°09'E	30
4X14[4]		--	--	-
5413	Brzeziny, Pologne	51°48'N	19°50'E	168
2914	Riga, Union soviétique	56°44'N	24°09'E	20
4X18[4]		--	--	-

[1]Code de lots de graines employé par le département de foresterie du l'Université de l'Iowa (USA). Le premier chiffre indique la région géographique, le deuxième la sous-région (X signifie que la source est un peuplement artificiel).

[2]Sélection d'arbres aussi dans les vergers à graines d'Ochsenhausen (4X56) et de Weilheim (4X55) en Allemagne de l'Ouest, greffage et plantation dans un arboretum.

[3]Arbres sélectionnées dans un verger d'arbres mères (greffons).

[4]Arbres aussi provenant de vergers à graines d'Allemagne de l'Ouest (renseignements de H. Weisgerber, de Munich).

Certaines provenances survécurent bien en serre, notamment 7221, 2811, 2125, 2220, 4723, 2113, 4X55, 2X03, 2X02, 4X53, et 4X18. La hauteur des semis après l'ensemencement variait considérablement, et ce sont des provenances d'Europe centrale (codes 4 et 5, tableau 13), de France et de Suisse (code 6), et de Yougoslavie (code 7) qui connurent la meilleure croissance en serre. Les arbres furent transplantés à l'extérieur en 1982. Malheureusement, la plupart moururent et on n'a jamais vraiment su pourquoi. En outre, certaines des provenances nordiques d'Union soviétique auraient dû se comporter comme des espèces très résistantes. Il est possible que des résidus d'herbicides à cet endroit soient responsables de ces pertes.

7.0 CROISSANCE D'ALNUS CRISPA ET DE SALIX SUR DES TAS DE MATÉRIAUX EXCAVÉS DE LA RÉGION DU BARRAGE LG-2, À LA BAIE JAMES (QUÉBEC)

(C. Camiré)

Ces recherches n'ont pas été financées directement par ENFOR, mais plutôt grâce à des retombées de ce programme, et elles sont le reflet de l'utilisation pratique des résultats d'études sur les aulnes et l'actinomycète Frankia.

Les recherches (Camiré 1982) portaient sur la relation entre l'emplacement, la nutrition et la croissance d'Alnus cripsa var. mollis (Ait.) Pursh, du pin gris (P. banksiana Lamb.) et des saules (Salix planifolia Pursh. et Salix bebbina Surg.) poussant sur des ballastières laissées par l'aménagement hydro-électrique de la baie James. Des analyses biométriques très précises ont montré que l'exposition au nord-est ne convenait pas à Alnus crispa, et que l'aulne préférait un terrain en pente douce, moyennement drainé, constitué de limon sableau ou de sables limoneux. Les concentrations de phosphore et de magnésium semblent jouer un rôle important. La croissance du pin gris était médiocre dans des sables fins et homogènes, particulièrement lorsque le pH dépassait 5. Les saules préféraient les terrains exposés au sud-est avec un pH d'environ 5, et des sols constitués de matériaux hétérogènes à forte teneur en sables fins. La concentration de phosphore était essentielle pour une bonne croissance du pin et du saule, mais l'azote apparaissait comme un facteur limitatif.

Il était évident que l'approvisionnement en phosphore limitait la croissance des aulnes, et que des mycorhizes sélectionnées, capables d'absorber cet élément à partir des phosphates du sol relativement stables, seraient bénéfiques pour ces arbres.

À remarquer que, dans le cadre du programme ENFOR (voir 9.6), environ un million d'aulnes inoculés furent utilisés pour la régénération des sites durant l'aménagement hydro-électrique de la baie James (Québec).

8.0 RELATIONS ALLÉLOPATHIQUES ENTRE L'AULNE ET LE PEUPLIER

(J.R. Thibault, R. Jobidon, et P. Younger)

Toutes les plantes forestières entrent en compétition pour accaparer la lumière, l'eau et les agents nutritifs. Certaines prennent le dessus sur les autres en libérant aux dépens de ces dernières des composés comme les polyphénols. Ce phénomène est appelé allélopathie.

Il y a des preuves certaines que l'apparition de nodules peut être inhibée par des plantes pionnières associées (Rice 1971) et, lors des recherches financées en partie par le programme ENFOR, Jobidon et Thibault (1981) ont observé que les produits de lessivage provenant des feuilles et des bourgeons de Populus balsamea empêchaient la germination d'Alnus crispa ainsi que la croissance de la radicule et de l'hypocotyle du semis. En outre, ils ont constaté une malformation des radicelles, ce qui laisse supposer que les produits de lessivage peuvent influer sur la formation ultérieure de nodules ainsi que sur l'infection par Frankia. Enfin, les auteurs ont observé que les produits de lessivage provenant du sapin baumier (Abies balsamea), et du peuplier baumier (Populus balsamifera) empêchaient la nitrification in vitro des produits allélopathiques dans les extraits, d'où l'absence d'oxydation des ions ammonium (Thibault et al. 1982). Les produits de lessivage peuvent donc profondément modifier les micro-organismes intervenant dans le cycle de l'azote, y compris la fixation d'azote, et au moins une espèce de peuplier (P. balsamifera) semble renfermer des agents allélopathiques potentiels dans ses produits de lessivage.

Étant donné que des systèmes à rotation rapide utilisant des peupliers conviennent bien pour la plantation des aulnes, en conservant au sol sa fertilité et en fournissant des fibres supplémentaires, il est hautement souhaitable que les effets des produits de lessivage du peuplier sur la formation de nodules chez l'aulne soient bien compris. Des recherches financées dans le cadre du programme ENFOR ont été entreprises par Jobidon et Thibault (1981, 1982) en vue d'évaluer l'interaction allélopathique entre le peuplier baumier et Alnus crispa.

Les graines d'aulne furent recueillies dans la région de Val-d'Or au Québec; on récolta les feuilles de peuplier en juillet, les bourgeons en mars, et on ramassa la litière de l'année en cours en octobre. Les produits de lessivage des feuilles de peuplier furent obtenus par macération et mis au repos dans l'eau; un mélangeur-broyeur servit à traiter la litière de bourgeons et de feuilles dans l'eau. Les deux solutions furent filtrées et centrifugées pour éliminer les colloïdes; puis, on appliqua les produits de lessivage, selon 4 concentrations différentes (2 %, 1 %, 0,5 % et 0,1 %), aux semis d'aulnes poussant dans un milieu de vermiculite/Turface 50/50, exempt

d'azote, sur des blocs de polystyrène expansé, dans une chambre de croissance. Les aulnes furent inoculés par la souche Frankia ACNI^{AG}, traités deux fois par semaine à l'aide de 15 ml de produit d'extraction de peuplier, ainsi qu'avec des témoins d'eau distillée, sur une période d'un mois, et enfin récoltés après deux mois. Les auteurs constatèrent que même à des concentrations très faibles, tous les produits d'extraction inhibaient la croissance en hauteur des aulnes, l'allongement des racines, ainsi que l'augmentation en poids sec; de plus, ils réduisaient la teneur en azote des feuilles dans les semis d'aulnes pourvus ou non de nodules. Tous les produits d'extraction sans exception diminuaient et la nodulation chez l'aulne (d'environ 51 %) et la réduction de l'acétylène (de 62 %), ce dernier processus entraînant une activité moindre de la nitrogénase. Le pH des mileux ne semblait avoir aucun effet sur le taux d'inhibition.

Dans cette expérience, le mécanisme de l'inhibition n'apparaissait pas de façon claire, mais des cas relevés dans la documentation montrent que les agents allélopathiques influent sur le taux d'absorption de l'ion (Rice 1979). Les concentrations plus faibles d'azote chez les plantes pourvues de nodules sont probablement dues aussi à des interférences au niveau de la nodulation et de l'activité de la nitrogénase.

L'endophyte Frankia pénètre dans les radicelles pour initier la nodulation et des recherches dans le cadre du programme ENFOR, effectuées par Jobidon et Thibault (1981), ont montré qu'il y avait malformation de ces radicelles due aux produits de lessivage du peuplier baumier; il est donc fort probable que ce processus réduise la formation de nodules. Mais, il est possible que d'autres facteurs physiologiques (par ex. une baisse de la photosynthèse) interviennent. Une inhibition allélopathique de la formation de nodules a été observée chez plusieurs légumineuses (Rice 1968).

Il est intéressant de remarquer que les aulnes avec nodules subissaient beaucoup moins les effets des produits de lessivage du peuplier que les aulnes sans nodules; une meilleure nutrition en azote pourrait être à l'origine de cette résistance plus grande.

Il faut être très prudent lorsqu'on veut évaluer la signfication écologique et sylvicole des effets allélopathiques du peuplier baumier sur la croissance et la nodulation chez l'aulne. Il nous reste à comprendre les effets exercés par les peupliers hybrides et les facteurs environnementaux, comme la teneur en eau du sol, la température, la concentration de colloïdes du sol, etc. Il apparaît cependant clairement que les forestiers doivent tenir compte des effets possibles des produits allélopathiques chaque fois qu'ils veulent mélanger des aulnes avec d'autres essences. Cela ne s'applique pas seulement aux aulnes et aux peupliers, car on connaît des cas où des produits allélopathiques du genre Kalmia altéraient les racines d'épinette noire (Picea mariana (L.) Mills.), des cas où l'érable à sucre (Acer saccharinum Marshall)

nuisait au merisier (Betula alleghaniensis Britton), et enfin des cas où la litière de feuilles de tremble (Populus tremuloides Michaux) inhibait la croissance d'espèces herbacées (Peterson 1965, Tubbs 1973, Younger et al. 1980). Il est probable que l'allélopathie joue un rôle très important chez les espèces forestières, au niveau de la compétition et de la succession.

Un prolongement de ces recherches concerne l'évaluation des effets allélochimiques des produits d'extraction de bourgeons de semis de trembles (Populus tremuloides), de peupliers baumiers (P. balsamifera), et de peupliers hybrides (P. trichocarpa x P. deltoides, P. balsamifera x P. deltoides) sur la germination et la croissance d'Alnus glutinosa. Tous les arbres étaient âgés de 3 à 4 ans, exceptés les trembles qui en comptaient de 5 à 7 (Younger, comm. pers.).

Des branches de peupliers portant des bourgeons furent ramassées à Villeroy (Québec) en février 1983; les bourgeons une fois enlevés furent conservés à -20°C. Des semences demi-fratrie d'Alnus glutinosa, provenance d'Allemagne de l'Ouest fournie par l'Université d'Iowa, furent stratifiées pendant dix jours à 4°C, stérilisées par agitation pendant 10 minutes dans une solution à 30 % de H_2O_2, et enfin rincées énergiquement. Les graines furent semées dans des contenants renfermant un mileu de vermiculite-Turface 50/50 en volume, recouvert de quartz; puis, le tout fut placé dans une chambre de croissance et exposé selon des photopériodes de 16 heures, à une température jour et nuit de 22°C/18°C, sous 80 % d'humidité relative. Les plants d'aulnes âgés de deux semaines furent inoculés avec la souche Frankia $ACNI^{AG}$ vieille de deux semaines elle aussi (provenant d'Alnus crispa par l'intermédiaire d'A. glutinosa). Deux grammes de bourgeons furent broyés dans un mélangeur, filtrés et centrifugés (pendant 20 minutes à 16 000 x g) hebdomadairement, pour être ensuite mis en solutions de 1 %, 0,5 % et 0,1 %. La moitié des aulnes fut arrosée avec une solution azotée Crone demi-force, et éclaircie à 10 plants par groupe traité au bout de trois semaines. Les produits d'extraction des bourgeons (15 ml) furent appliqués bi-hebdomadairement de la quatrième à la huitième semaine, des témoins recevant de l'eau distillée. La hauteur des tiges des aulnes, la longueur de leurs racines et le pH du milieu furent mesurés; en outre, des sous-échantillons furent soumis à des essais pour l'activité de la nitrogénase par réduction acétylénique. Tous les échantillons furent séchés (70°C à 80°C), et pesés; l'analyse des plants permit d'obtenir le montant d'azote total. La germination des graines fut également étudiée. Il reste à analyser les résultats; en outre, ces travaux se poursuivront. Les données obtenues jusqu'ici montrent que les aulnes avec nodules possèdent un système radiculaire plus court, plus mince et moins dense, avec moins de radicelles, comparativement aux aulnes sans nodules.

8.1 Les acides phénoliques dans les produits de lessivage du peuplier baumier et leur rôle comme produits allélopathiques

Ces recherches ont été en partie financées dans le cadre du programme ENFOR. Le but était de caractériser les acides phénoliques (produits allélopathiques potentiels) dans les produits de lessivage des feuilles de peuplier baumier. La chromatographie a permis de déterminer que les produits de lessivage contenaient des acides phénoliques des séries cinnamique et benzoïque; le tableau 14 présente la liste des composés individuels (Perradin 1981).

L'addition d'acide phénolique au milieu Qmod B altéra la croissance et le développement morphologique de Frankia. Une analyse saisonnière des feuilles et des bourgeons de peuplier baumier révéla une forte teneur en substances phénoliques et un mode de variation saisonnière particulier. Les résultats sont interprétés en fonction de la succession des peupliers baumiers aux aulnes, observée sur le terrain.

Tableau 14. Acides phénoliques dans les produits de lessivage du peuplier baumier, Populus balsamifera, (d'après Perradin, 1981)

Acides de la série cinnamique	Acides de la série benzoïque
para-coumarique	gallique
méta-coumarique	salicylique
caféïque	prorocatéchuïque
cinnamique (trans)	benzoïque
férulique	syringique
chlorogénique	para-hydroxybenzoïque
	gentisique
	ellagique
	vanillique

9.0 ISOLEMENT DES SOUCHES SUPÉRIEURES DE FRANKIA : CULTURE, CONSERVATION ET INOCULATION (P. Normand et M. Lalonde)

Les symbioses actinorhizes faisant intervenir Frankia ont le pouvoir d'améliorer les sols et de fournir des fibres supplémentaires en foresterie intensive; mais, l'efficacité de la symbiose dépend de celle des micro-organismes fixateurs d'azote. Rhizobium, le symbiote de Leguminosae, est connu pour sa variabilité génétique, et comme Frankia se retrouve dans les associations symbiotiques de plusieurs familles, et qu'elle est largement répandue, elle offre probablement elle aussi un certain caractère de variabilité.

Ce n'est que récemment que Frankia a été caractérisée comme étant le symbiote actif des non-légumineuses fixatrices d'azote, et jusqu'en 1978 aucune culture pure n'était disponible pour étude. Depuis lors, quatre méthodes d'obtention de cultures pures ont été mises au point: la centrifugation, par gradient de densité, du sucrose, la dilution en séries, l'incubation sélective, et le traitement au tétroxyde d'osmium (OsO_4) (Normand et al. 1982); ces méthodes ont permis de recueillir, d'isoler, de caractériser, de classifier et d'évaluer diverses provenances de Frankia, et de constituer une banque de souches de cet organisme. Les travaux financés par le programme ENFOR à l'Université Laval portaient sur ces méthodes. Les recherches, mises en route en 1981, sont brièvement décrites par Fortin (1982). Le but était de caractériser et de cultiver des souches de Frankia efficaces pour usage futur en foresterie intensive.

Des méthodes d'isolement et de culture ont été mises au point pour Rhizobium, mais Frankia pose des problèmes particuliers. Rhizobium donne des colonies visibles sur agar après 2 ou 3 jours, mais Frankia accuse une croissance beaucoup plus lente, des colonies visibles n'apparaissant qu'après 2 à 3 semaines ou plus. Par ailleurs, il est fort possible que les colonies de Frankia soient supplantées par n'importe quelle bactérie contaminatrice. Enfin, les plantes hôtes actinorhizes renferment généralement une plus grande quantité de phénols que les légumineuses, et il est donc nécessaire de prendre toutes les précautions utiles contre l'oxydation des phénols, lesquels semblent inhiber la croissance de Frankia (Normand et al. 1982).

La biochimie du rhizobium est bien connue, contrairement à celle de Frankia peu étudiée, ce qui constitue un handicap sérieux pour les recherches portant spécifiquement sur Frankia. Le rhizobium ne requiert qu'un milieu nutritif relativement simple d'extraits de levure et de sucre, alors que les isolats de Frankia, même à l'intérieur du genre unique Alnus, ont des exigences nutritives très diverses (Normand et al. 1982). Les recherches ENFOR avaient pour but de surmonter ces obstacles et de mettre au point des méthodes viables qui puissent répondre aux besoins des futures opérations forestières.

9.1 Prélèvement et isolement

En vue de constituer une banque de souches Frankia, des nodules et des sols furent prélevés sur des espèces autochtones d'Alnus (par ex. A. viridis, A. glutinosa, et A. serrulata), ainsi que sur des arbrisseaux également autochtones, comme Myrica gale et Shepherdia canadensis. Les recherches portaient surtout sur A. rugosa et A. crispa (tableau 15).

La méthode d'isolement à l'aide de OsO_4, de Lalonde et al. (1980) permit d'obtenir 250 isolats de 33 provenances d'Alnus spp., de Myrica gale, et de Shepherdia canadensis. Deux cents de ces isolats provenaient d'Alnus rugosa et d'Alnus cripsa.

Tableau 15. Liste des provenances dont des souches de Frankia ont été isolées

Acronyme	Lettres de l'isolat	Emplacement	Type de sol	Type de station	Coordinnées lat.N	Coordinnées long.O	Source
A. crispa							
ACN3	a,b,...,i	Tadoussac	SS	W	48°10'	69°40'	PY
ACN4	b,c,...,j	Cap-aux-Oies	SL	RS	47°30'	70°15'	ML
ACN5	a,b,...,j	Lac Beauport	SS	RS	47°00'	71°15'	col.
ACN6	a,b,...,j	Gaspé	SS	RS	48°55'	64°35'	col.
ACN7	a,b,...,j	Percé	SL	DA	48°30'	64°10'	col.
ACN8	a,b,c,d	Baie St-Paul	SS	RS	47°25'	70°30'	col.
ACN10	a,b,...,t	Tadoussac	SS	W	48°10'	69°40'	YP
ACN11	a,b,...,s,u	Baie-St-Paul	SS	RS	47°25'	70°30'	col.
ACN12		Petite-Rivière	SS	RS	47°20'	70°35'	col.
ACN13	a,b,...,j	"	SS	RS	47°20'	70°35'	col.
ACN14	a,b,...,j	Tadoussac	SS	W	48°10'	69°40'	col.
TN15^{AC}	a,b,...,e	Ste-Monique	SS	RS	48°45'	71°50'	ML
ACP17	a,b,...,j	Breakeyville	CL	DD	46°40'	71°15'	col.
TN18^{AC}	a,b,...,h	Manitounuk	SS	W	55°40'	77°25'	AF
ACN20	a,b,...,j	Ste-Louise-des-Aulnaies	SS	RS	47°15'	70°05'	col.
ACN21	a,b,...,j	Port-au-Persil	SS	RS	47°50'	69°50'	YP
A. rugosa							
ARgN4	a,b,...,j	Pointe-à-la-Garde	SS	DA	48°05'	67°25'	LS
ARgP5^{AG}		Québec	SL	RS	46°45'	71°25'	col.
ARgP6	a,b,c,d	Tadoussac	CL	DD	48°10'	69°40'	col.
ARgN8	a,b,...,j	Sherbrooke	CL	DD	45°25'	71°55'	col.
ARgN9	a,b,...,e	St-Calixte	CL	RS	45°55'	73°50'	YP
ARgP12	a,b	St-Samuel	SS	RS	46°05'	72°15'	ML
ARgN14	a,b,...,j	St-Pierre	CL	W	46°15'	71°35'	ML
ARgN/P18	a-c(P) d-f(N)	Grand-Mère	SS	DA	46°35'	72°40'	ML
ARgN22	a,b,...,j	St-Magloire	SS	RS	46°35'	70°15'	ML
ARgN25	a,b,...,j	St-Omer	SS	RS	47°05'	69°40'	ML
ARgN30	a,b,c	Albanel	CL	DD	48°50'	72°20'	JD
A. viridis							
AVP3	a,b,p	Col du Corbier (Alpes)	SS	RS	46°	4°(E)	AM
A. serrulata							
ASP4	a,b,...,e	Gainesville, Fl. USA	CL	DD	29°	83°(W)	RJ
A. glutinosa							
AGP8	a,b,c,d	Vallée de l'Orge (Paris)	CL	DD	49°	2°(E)	JM

Tableau 15. (Suite)

Acronyme	Lettres de l'isolat	Emplacement	Type de sol	Type de station	Coordonnées lat.N	long.O	Source
M. gale							
MGP10	a,b,...,j	Cap-aux-Oies	CL	W	47°30'	70°15'	ML
S. canadensis							
SCN9	a	Percé	SL	DA	48°30'	64°10'	col.
SCN10	a	Cap-aux-Oies	CL	W	47°30'	70°15'	ML

Les lettres des isolats indiquent le numéro de l'isolat de chaque provenance; dans le cas d'AgN18, les isolats Sp+ sont a,b,c, et pour Sp-, ce sont d,e,f. Le type de sol a été déterminé manuellement (SS: sol sableux; SL: loam sableux; CL: loam argileux). Pour les types de station, RS signifie bord de route; W, terrain sauvage; DA, terrain perturbé; DD, fossé de drainage ou rive d'un cours d'eau. Les sources sont: P. Younger (PY), M. Lalonde (ML), Y. Perradin (YP), J.-A. Fortin (AF), L. St-Laurent (LS), J. Dawson (JD), A. Moiroud (AM), R. Jobidon (RJ), et J. Mugnier (JM).

9.2 Inoculation et culture

Les nodules provenaient d'aulnes de serres, issus de semences stérilisées en surface (H_2O_2) (Normand et Fortin 1982), de sols inoculés contenant *Frankia* prélevés sur le terrain, de plants déracinés sur le terrain et transférés en serre dans des pots, ou d'amas de nodules coupés *in situ*. Chaque provenance était constituée d'amas de nodules provenant d'une seule plante.

Après lavage à l'eau et séchage sur papier, les lobes de nodules furent immergés de 5 à 6 minutes dans une solution aqueuse à 3 % P/V de OsO_4. Après trois rinçages dans de l'eau distillée stérilisée, et 5 à 125 minutes d'incubation dans un milieu stérile de PVP-STP (polyvinylpyrolidone et solution tampon de phosphate), les lobes furent broyés individuellement dans de nouvelles solutions de PVP-STP, et transférés dans des tubes de 20 x 150 mm contenant 14 ml de milieu Qmod B avec 5 mg L^{-1} de L-α-lécithine. Cinquante tubes par provenance furent inoculés à 27°C. Le processus est décrit en détail par Normand (1982), Lalonde et al. (1980), et Lalonde et Calvert (1979).

Au bout de 2 à 4 semaines, des excroissances duveteuses blanchâtres apparurent sur les nodules noircis, et la caractérisation présumée d'isolats de *Frankia* fut rendue possible grâce à un objectif 100x d'un microscope interférentiel ou à contraste de phase (d'après Lalonde et al. 1981). Dix tubes d'isolats de *Frankia* présumément purs furent choisis, et scellés à l'aide d'une calotte de sérum caoutchouteux pour pouvoir ensuite être percés à l'aide d'une seringue et d'une aiguille. Des sous-cultures furent obtenues dans des tubes de milieu Qmod B frais.

La caractérisation des types sporulants (Sp^+) et non sporulants (Sp^-) de *Frankia* s'est effectuée par examen de

sections de lobes de nodules d'une épaisseur de 12 mm, colorés à l'aide de bleu pour coton, dans un champ lumineux et par contraste interférentiel, avant l'utilisation de OsO_4. La méthode propre aux sous-cultures fut modifiée pour certains des isolats de Sp^+ par l'emploi de la technique de l'agar de la couche supérieure (Quispel et Burgraaf 1981). Rien ne prouvait que la souche Sp^- fixait l'azote plus efficacement que la souche Sp^+.

9.3 Infectivité

Des poches de croissance en matière plastique ont servi à effectuer des essais d'infectivité. Cinq à dix graines d'aulne furent stérilisées en surface pendant 5 à 20 min à l'aide d'une solution à 30 % de H_2O_2 + Tween 20, puis introduites dans le col des poches en plastique contenant 15 ml de solution de Crone exempte d'azote, pour être cultivées dans des chambres de croissance à 15 000 lux durant 15 heures et à une température de 22°/17°C (jour et nuit) jusqu'à germination. À l'apparition de radicelles, une goutte d'isolat de Frankia fragmenté, lavé dans la STP, fut appliquée (Normand et al. 1982).

9.4 Efficacité

La méthode de Lalonde et Calvert (1979) a servi à évaluer l'efficacité de l'utilisation des styroblocs. Les graines d'aulne furent immergées dans de l'eau froide (2°C) pendant trois à quatre jours, stérilisées en surface, et mises en culture dans des cavités du styrobloc remplies de Turface, et fertilisées à l'aide de la solution de Crone exempte d'azote, pour pouvoir germer sous un plastique transparent dans les chambres de croissance décrites précédemment. Certains des semis accusant une carence d'azote furent inoculés à l'aide de l'isolat de Frankia, des témoins non inoculés étant conservés pour chaque isolat étudié. Après trois mois, on analysa et on mesura les plants pour la hauteur, le poids et la concentration d'azote de façon à pouvoir évaluer la quantité d'azote fixée par chaque isolat. À la même époque, les semis âgés de trois mois furent soumis à des essais de réduction acétylénique pour déterminer l'activité de la nitrogénase.

Ces techniques ont permis d'isoler des cultures pures de 250 souches de Frankia, ajoutées à la banque d'isolats de Frankia de la Faculté de foresterie de l'Université Laval (J.A. Fortin et M. Lalonde). Il s'agit là probablement de la collection de Frankia la plus importante au monde, car elle comprend maintenant plus de 1 000 isolats.

L'évolution de l'activité de fixation d'azote des souches de Frankia montre qu'Alnus crispa est inoculé par un type de Frankia sporulante (Sp^+), la fixation d'azote étant moins efficace que dans le cas de Frankia (Sp^-) non sporulante. L'origine du plant-hôte dont provenaient les isolats n'avait pas d'effet significatif sur l'efficacité de la fixtion d'azote, mais il y avait parfois des différences entre les isolats d'une même provenance. Les types sporulants (Sp^+) et non sporulants (Sp^-) étaient si

différents les uns des autres, qu'il fut décidé de les désigner respectivement par les expressions type P et type N, et d'utiliser le mode de sporulation pour la définition de l'espèce dans le genre Frankia.

9.5 Analyse chromatographique des sucres pour l'identification des souches de FRANKIA
(P. Normand, J.A. Fortin, et M. Lalonde)

La taxonomie de Frankia peut être basée sur la morphologie (par ex. la sporulation) ou l'infectivité, mais il se révéla que l'analyse chromatographique de partage gaz-liquide des sucres dans les hydrolysats de cellules entières d'isolats présumés de Frankia représentait une méthode très utile pour l'acceptation ou le rejet de la caractérisation. Les détails relatifs à cette analyse sont donnés par Normand et al., 1982.

Les cellules de Frankia contenaient les huit sucres suivants: rhamnose, xylose, 2-O-méthyl-D-mannose, galactose, glucose et inositol. Le 2-O-méthyl-D-mannose ne fut pas décelé dans d'autres genres d'actinomycètes soumis aux essais (Nocardia, Streptomyces, Actinoplanes), mais il se retrouvait dans tous les isolats de Frankia expérimentés. Ce sucre ne peut être utilisé comme marqueur pour Frankia qu'à titre expérimental, car des recherches supplémentaires pourraient révéler la présence de ce sucre chez d'autres bactéries. Pour Frankia, l'ensemble des sucres semble constituer un meilleur critère de caractérisation de l'isolat (Normand et al., 1982; Mort et Lalonde, 1981).

9.6 Production de FRANKIA et inoculation à grande échelle
(J.A. Fortin, M. Lalonde)

Le succès des recherches sur l'isolement, l'identification et l'évaluation de Frankia a permis la réussite d'une première mondiale, à savoir l'obtention à l'échelle industrielle d'inoculum et son utilisation non expérimentale sur un grand nombre de semis d'aulnes avant leur transfert à l'extérieur. La Société d'Énergie de la Baie James (SEBJ) a fourni 1 000 000 de plants à l'Université Laval pour inoculation. La C.F. Kettering Foundation à Yellow Springs (Ohio) a également participé à ce projet.

Pour cultiver l'inoculum à grande échelle, il est préférable d'utiliser des fermenteurs industriels, mais comme on ne disposait pas de ces appareils, la culture de Frankia fut réalisée dans des tubes à essai 20 x 150 mm Kim-raks Kim-caps d'une trousse d'éléments non réutilisables fabriquée par la compagnie Kimble. Chaque tube contenait 15 ml d'un milieu Qmod B renfermant lui-même 5 mg L^{-1} de α-lécithine (d'après Lalonde et Calvert, 1979). Une colonie de Frankia en pleine croissance depuis 3 semaines (souche $ACNI^{AG}$) servit à inoculer 50 de ces tubes à essai.

Une quantité suffisante de Frankia pour inoculer 3 des milieux fut prélevée des tubes à essai grâce à un échantillonneur de sang Vacutainer, et transférée plusieurs fois à l'aide d'une

seringue (aiguille 21G) de façon à défaire les sporanges et à libérer des spores. Les spores et les hyphes furent versés dans les 3 milieux, et agités magnétiquement; ensuite, on transféra le milieu contenant les spores et les hyphes, à l'aide d'une pipette stérilisée, dans environ 200 tubes de 15 ml ayant séjournés à l'autoclave. L'inoculation eut lieu à 25 $\pm$ 3°C pendant 4 à 6 semaines, la croissance des colonies se faisant au fond des tubes. Il y eut production d'un grand nombre de sporanges.

Pour l'inoculation à petite échelle, les colonies furent prélevées à l'aide d'une pipette ou d'une seringue munie d'un Vacutainer, mais dans le cas des applications à l'échelle industrielle, on fit appel à la centrifugation à vitesse élevée (20 000xg) et à écoulement continu (75 à 100 ml min^{-1}). Les colonies prélevées au fond des tubes de centrifugation furent mises en suspension dans un tampon de STP-PVP ou dans une solution de Crone exempte d'azote, et recentrifugées pour séparer les colonies des constituants organiques du milieu Qmod B.

Les membranes des sporanges furent brisées pour libérer les spores de Frankia, par passage de l'inoculum à travers une seringue étroite sous pression pour travaux légers, ou à l'aide d'un mélangeur Virtis pour les opérations à grande échelle. Après séjour de l'inoculum à 4°C pendant une période n'excédant pas 4 heures, il était appliqué aux plants d'aulnes.

Les inoculums de Frankia présentent le grand avantage de pouvoir être appliqués à l'aide des systèmes d'arrosage utilisés normalement en serre, mais dont les filtres ont été préalablement enlevés. L'application de Rhizobium doit se faire sous forme de suspension à la racine ou sur les graines des plantes. La suspension d'inoculum de Frankia était agitée en permanence à mesure que la pompe d'irrigation de la serre appliquait lentement le liquide sur des semis d'aulnes âgés de 7 à 21 jours; un arrosage rapide risquerait d'entraîner des pertes d'inoculum. Il faut environ une colonie de Frankia (1 tube) pour inoculer 50 semis d'aulnes. Les plantes inoculées furent nourries avec la solution de Crone exempte d'azote; dans l'ensemble la méthode se révéla très satisfaisante.

Ces travaux montrent de façon évidente que la culture et l'inoculation à grande échelle des aulnes et d'autres arbres et arbrisseaux actinorhizes à l'aide de Frankia sélectionnées, sont tout à fait possibles dans le cadre des opérations normales de foresterie en serre. Les méthodes sont décrites en détail par Normand et al. (1982), Fortin (1981) et Fortin (1982), et il existe une banque de Frankia disponible à la Faculté de foresterie de l'Université Laval (J.A. Fortin et M. Lalonde). Un fermenteur est indispensable pour produire l'inoculum nécessaire à 100 000 semis ou plus. Les méthodes sont passées du stade fondamental à l'application pratique, et les forestiers peuvent désormais y faire appel.

Les recherches sur Frankia sont déjà utilisées dans le secteur privé. Les laboratoires Rhizotec Inc., de Saint-Jean-Chrysostôme (Québec) produisent déjà l'inoculum Frankia à une échelle commerciale, et il existe des possibilités d'exportation.

9.7 Survie de symbiotes sélectionnés de FRANKIA sur le terrain (M. Lalonde et D.M. Burgess)

Lorsque des plants sont inoculés à l'aide de symbiotes bactériens sélectionnés, il existe toujours le risque que l'une ou l'autre souche ne soit pas capable de survivre en présence d'autres micro-organismes. En agriculture, beaucoup de légumineuses sont annuelles ou biennales, et la persistance de Rhizobium fixateur d'azote dans la plante peut se limiter à une ou deux saisons. Les nodules formés par des rhizobias sélectionnés sont généralement annuels, mais ils peuvent persister une seconde année, avec parfois subérification partielle. Si des racines demeurent dans le sol, elles se décomposeront et libéreront Rhizobia dans ce même sol, leur rôle étant terminé en ce qui concerne la plante annuelle. La survie et la persistance des Rhizobias sélectionnés, vivant à l'état libre après leur libération par les nodules demeurent des points à l'étude, qui font intervenir un grand nombre de facteurs.

Le mode de persistance de Frankia sélectionnées dans les nodules de non-légumineuses actinorhizes est très mal connu, mais on peut supposer qu'étant donnée que ces plantes hôtes sont pérennes et qu'elles donnent des nodules pérennes qui peuvent atteindre une grande taille (par ex. chez les aulnes), le symbiote microbien à l'intérieur des nodules persistera plus longtemps que dans les nodules plus éphémères des légumineuses annuelles agricoles. La persistance des rhizobias dans les légumineuses pérennes, arborescentes ou sous forme d'arbrisseaux (légumineuses qui ont été beaucoup moins étudiées que les espèces annuelles) demeure également à l'étude. Il semble probable que leurs nodules seront pérennes, avec des rhizobias relativement résistants. L'effet de souches sélectionnées de Frankia devrait, au moins théoriquement, persister pendant de longues périodes, même s'il reste à examiner la possibilité de modifications des souches à l'intérieur d'un nodule.

Une partie des recherches sur la fixation de l'azote à l'Université Laval consistait à évaluer la survie de symbiotes sélectionnés de Frankia sur le terrain. Une expérience conjointe par M. Lalonde de l'Université Laval de Québec et D.M. Burgess de l'Institut forestier national de Petawawa (IFNP) de Chalk River (Ontario), fut entreprise avec les trois objectifs suivants:

a) Constituer une banque de trois espèces capables de former des symbioses fixatrices d'azote avec Frankia, et étudier leur survie dans la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent, à Chalk River (Ontario).

b) Utiliser les survivants pour constituer une source de propagules végétatives aux fins de recherches et d'applications pratiques ultérieures.
c) Évaluer la survie de symbioses de Frankia sélectionnées dans les conditions du terrain.

D.M. Burgess se voyait confier les aspects sylvicoles de l'étude, alors que M. Lalonde se chargeait de la culture et de la sélection de Frankia ainsi que des méthodes d'inoculation.

9.7.1 Espèces d'arbres et d'arbrisseaux

La première phase de l'étude portait sur les aulnes et les espèces Elaeagnus. En 1981-82, des graines de 10 espèces d'aulnes et de deux Elaeagnus furent semées dans la serre de l'IFNP, dans un milieu exempt d'azote. Après germination, la moitié des plants furent inoculés à l'aide de cultures de Frankia provenant de l'Université Laval, l'autre moitié non traitée servant de témoin. Les tableaux 16 et 17 décrivent les essences avec leurs provenances. Tous les plants furent arrosés avec une solution nutritive exempte d'azote.

9.7.2 Inoculation de Frankia

Quatre inoculums de Frankia provenant de la banque de l'Université Laval furent utilisés: deux pour l'aulne ($ACNI^{AG}$ provenant d'Alnus crispa via A. glutinosa et $ACNI^{AG}$ de A. glutinosa), et deux pour Elaeagnus (EANIpec provenant d'Elaeagnus angustifolia et $EUNI_fS20$, renfermant un marqueur antibiotique pour Streptomyces, dont l'origin était E. umbellata) (tableau 18). Toutes les souches furent cultivées en mars 1981 dans un milieu nutritif à base de Qmod B, et transportées à l'IFNP dans 24 tubes Vacutainer. Au laboratoire de l'IFNP, chaque colonie de Frankia dans son Vacutainer fut dégagée à l'aide d'une seringue de 3 ml et d'une aiguille 21 G, et purgée au moins 10 fois. Les spores et les filaments des colonies $ACNI^{AG}$ et $AGNI^{AG}$ furent remis en suspension dans 95 ml d'une solution minérale exempte de N, et utilisés pour l'arrosage des plantes. Chaque semis d'aulnes reçut 2 ml de solution. Les cultures $EUNI_fS20$ et EANIpec furent mises en suspension dans 45 ml de solution pour être ensuite appliquées. Chaque tube servit à inoculer soit 50 aulnes soit 25 Elaeagnus.

9.7.3 Rendement

Le tableau 19 présente les résultats de l'essai préliminaire de 1981. Pour des raisons qui demeurent obscures, les inoculations échouèrent dans le cas d'Elaeagnus. On décida de répéter cette partie du travail l'année suivante par l'inoculation de plants-hôtes à l'Université Laval, où se trouve la banque de Frankia, et de les transporter avec leurs nodules à l'IFNP.

La réussite de l'inoculation et la survie des aulnes pendant la première année étaient variables. Aucune des inoculations d'Alnus hirsuta n'aboutit, et les résultats de l'inoculation étaient peu convaincants chez A. sinuata et A. viridis.

Tableau 16. Espèces d'Alnus et d'Elaeagnus employées pour l'expérience

Espèces
Alnus cremastogyne Burk.
A. crispa (Ait.) Pursh. (aulne vert d'Amérique)
A. glutinosa (L.) Gaertn. (aulne glutineux)
A. hirsuta Spach. Ruprecht.
A. incana (L.) Moench (aulne blanc)
A. japonica (Thumb.) Steud.
A. rubra Bong (aulne rouge)
A. rugosa (Du Roi) Spreng. (aulne rugueux)
A. sinuata (Reg.) Rydb. (aulne de Sitka)
A. viridis (DC.)
Elaeagnus angustifolia (olivier de Bohême)
E. commutata (chalef changeant)

Tableau 17. Provenances d'Alnus et d'Elaeagnus

	Origine		
Espèces	Endroit	Latitude	Longitude
Alnus crispa	Chapleau, Ont.	47°N	83°W
A. cremastogyne	Chine	29°N	104°E
A. glutinosa	Penzenskoi Oblast, URSS	53°N	43°E
A. hirsuta	Écosse	(56°N)	(4°W)
A. incana	Eganville, Ont.	45°N	77°W
A. japonica	Perthshire, Écosse	(56°N)	(3°W)
A. rubra	Forbidden Plateau, C.-B.	49°N	125°W
A. sinuata	Prince-Rupert, C.-B.	54°N	126°W
A. rugosa	IFNP, Chalk River, Ont.	45°N	77°W
A. viridis	Perthshire, Écosse	(56°N)	(3°W)
Elaeagnus angustifolia	Dakota du Nord, USA	(46°N)	(100°W)
E. commutata	Saskatchewan	-	-

( ) = approximativement

Tableau 18. Provenance des souches de Frankia

	Source originale	
Souche	Espèce	Endroit
ACNI^{AG}	Alnus crispa	Tadoussac, Québec
AGNI^{AG}	Alnus glutinosa	Pays-Bas
EANIpec	Elaeagnus angustifolia	Ohio
EUNI$_f$S20	Elaeagnus umbellata	Illinois

Tableau 19. Inventaire des semis d'aulnes - Institut forestier national de Petawawa, été 1981

Espèces	Témoin		Inoculum ACNI[2]		Inoculum AGNI[2]	
	N° de semis	Hauteur moyenne (cm)	N° de semis	Hauteur moyenne (cm)	N° de semis	Hauteur moyenne (cm)
1. Alnus cremastogyne	32	16,2	15	20,8	16	18,1
Alnus cremastogyne	186	19,8				
2. Alnus crispa	30	6,7	16	8,4	15	9,9
Alnus crispa	149	4,5				
3. Alnus glutinosa	44	16,2	16	14,1	24	19,0
Alnus glutinosa	62	20,7				
Témoins additionnels	12	19,3				
4. Alnus hirsuta	1	9,5	0	0	0	0
Alnus hirsuta	0	0				
5. Alnus incana	31	13,8	15	13,9	17	15,6
Alnus incana	279	15,6				
Témoins additionnels	3	5,0				
6. Alnus japonica	32	13,8	16	18,4	16	15,9
Alnus japonica	193	26,8				
7. Alnus rubra	30	9,4	16	11,9	16	14,3
Alnus rubra	170	22,3				
Témoins additionnel	1	14,5				
8. Alnus rugosa	23	10,0	16	10,6	6	12,2
Alnus rugosa	167	16,9				
Témoins et inoculum AGNI additionnels	10	9,9			1	3,5
9. Alnus sinuata	12	4,2	5	4,1	6	4,1
Alnus sinuata	137	7,7				
Témoins et inoculums ACNI et AGNI additionnels	13	5,0	2	3,2	10	8,6
Sans étiquette (plantés comme pour AGNI)					7[1]	1,8[1]
10. Alnus viridis	5	3,2	6	4,2	6	4,2
Alnus viridis	30	3,8				
Vérification additionnelle ACNI et AGNI			8	1,6	7	6,0

[1]Appartenance à AGNI non confirmée.
[2]Toutes les graines d'aulnes qui ont germé ont été inoculées avec succès, et le plant a survécu.

Les arbres et les arbrisseaux furent plantés dans un sol forestier; les rendements obtenus seront évalués plus tard. Ces premiers essais, complétés en 1982, ne furent pas inutiles car ils permirent d'obtenir du matériel de recherche.

9.7.4 Expérience de 1982

Une nouvelle série de plants d'Elaeagnus en mottes emballées furent inoculés à Laval, et livrés à l'IFNP le 18 mai 1982. Ces plants comprenaient quatre lots séparés de E. angustifolia, de 28 à 98 plants chacun, et 49 plants de E. commutata. Tous furent inoculés avec la souche sélectionnée EUNI$_f$20 de Frankia (c'est-à-dire une souche prélevée à partir d'Elaeagnus umbellata). Les plants furent conservés dans une serre jusqu'à leur transfert dans des lits de pépinière en juin 1982. La survie sur le terrain en automne se chiffrait à 90 %, ce qui contrastait nettement avec l'échec complet de 1981.

Il est encore trop tôt pour évaluer le taux de survie de l'aulne et d'Elaeagnus, ainsi que la persistance des Frankia sélectionnées dans les nodules pérennes chez l'aulne et Elaeagnus. Le matériel expérimental se trouve sur place, et l'étude sera effectuée par le Service canadien des forêts en coopération avec l'Université Laval. La souche renfermant le marqueur antibiotique spécifique permet d'échantillonner les nodules après quelques années, et de déterminer si les souches sélectionnées et identifiables de Frankia et d'Elaeagnus ont été remplacées par des types sauvages. Les problèmes rencontrés dans le cas de la survie d'Elaeagnus lors de la première année purent être surmontés, et il apparut clairement que les méthodes d'inoculation utilisées se révélaient efficaces. De récentes recherches par Lalonde et al. (comm. pers.) montrent que les caractéristiques plasmidiques des souches de Frankia utilisées dans cette étude peuvent servir comme marqueurs en plus de la résistance antibiotique.

10.0 RELATIONS ENTRE LES SYMBIOSES ACTINORHIZES, LES MYCORHIZES ET LA RHIZOSPHÈRE

(C. Godbout, M. Couture, B. Côté, J.A. Fortin)

Les relations complexes entre les symbioses de l'aulne, les mycorhizes, et les organismes du sol vivant à l'état libre, ont été décrites à la partie I du présent rapport. On peut dire brièvement que les aulnes portent sur leurs racines les nodules symbiotiques de Frankia, des ectomycorhizes avec leur enveloppe fongique, ainsi que des réseaux de Hartig sur le tissu radiculaire externe. Dans certains cas, des endomycorhizes sont présentes dans les tissus radiculaires plus profonds. Les endo- et ectomycorhizes libèrent des hyphes dans le sol, et peuvent capter le phosphore soluble, qui autrement serait hors de portée des arbres. Cela permet donc d'améliorer la nutrition de ces plantes en phosphore. De plus, les deux types de mycorhizes confèrent d'autres avantages: constitution de réserves énergétiques; résistance à la pression d'eau; protection renforcée contre les maladies des racines. Enfin, les mycorhizes interviennent dans

les processus végétaux de diverses manières non encore élucidées (Fortin et Carlisle 1983). Il est peu probable que ces triples symbioses agissent de façon isolée. Toute interaction impliquera quatre participants: le plant-hôte (par ex. l'aulne); l'actinomycète Frankia fixant l'azote; le symbiote fongique ectomycorhize; le champignon endomycorhize. Ces interactions déjà complexes sont rendues encore plus compliquées par l'activité des bactéries libres et associées, des champignons (incluant ceux qui sont pathogènes), ainsi que des organismes des macro- et mésobiocénoses dans les rhizosphères des plants. La forte teneur des rhizosphères en substances nutritives s'explique par le phénomène d'exsudation, ainsi que par la présence de litière radiculaire et de couches formées par la mort et la décomposition de nombreux organismes vivant au voisinage des radicelles.

Il est presque certain que les mycorhizes présentes sur les non-légumineuses actinorhizes jouent un rôle important en fournissant le phosphore nécessaire à la source énergétique d'ATP du processus de réduction de l'azote par la nitrogénase. Les mycorhizes sont liées aux racines des actinorhizes et forment des réseaux d'hyphes dans les écosystèmes forestiers; il est possible aussi qu'elles interviennent dans le transfert de l'azote combiné, fixé par les plants actinorhizes, vers d'autres composantes de la forêt. Il se peut aussi que les arbres dépourvus d'associations symbiotiques fixatrices d'azote, possèdent des mycorhizes communes avec les aulnes. Cela permettrait un transfert direct de l'azote fixé, à partir d'une association symbiotique présente, par exemple, sur les racines d'aulnes, jusqu'aux tissus radiculaires d'arbres dépourvus de système symbiotique fixateur d'azote.

On connaît mal les mycorhizes des non-légumineuses actinorhizes, et on ignore à peu près tout du rôle des mycorhizes dans le transport de l'azote combiné. Avant d'examiner le rôle des mycorhizes dans le transfert d'azote à partir d'actinorhizes vers d'autres arbres, il est indispensable de déterminer quels sont les champignons qui forment des mycorhizes avec les plants actinorhizes; lesquels de ces champignons forment des mycorhizes avec d'autres arbres forestiers; et si effectivement il y a transfert d'azote.

On peut trouver dans la documentation des données (voir partie I) laissant supposer que la fixation d'azote non symbiotique peut être considérable dans certains écosystèmes forestiers, et que l'activité des bactéries libres ou associées, présentes dans la rhizosphère, pourrait être à l'origine de la fixation d'azote. Une partie des recherches à l'Université Laval visait à étudier la fixation d'azote dans la rhizosphère.

Les méthodes pour certaines de ces recherches ne sont pas encore tout à fait au point; en effet, on ne sait que depuis peu que Frankia est l'endophyte diazotrophe chez les actinorhizes. Il est probable que la période de contrat à l'Université Laval ne permettra pas d'élucider pleinement le rôle des hyphes mycorhizes dans le transfert et la fixation d'azote à l'intérieur de la

rhizosphère. Cependant, les recherches de base ainsi effectuées auront fourni des données sur l'efficacité des méthodes utilisées, et donné un aperçu de ce qui pourra être fait dans le future. Les recherches fondamentales sur les actinorhizes et leurs interactions avec les micro- et mésobiocénoses du sol se situent à la limite de nos connaissances actuelles.

10.1 Ectomycorhizes de l'aulne (C. Godbout et J.A. Fortin)
Le but de cette étude était triple. Premièrement, déterminer quels champignons forment des ectomycorhizes sur les racines d'aulne. Deuxièmement, caractériser les champignons qui pourraient constituer des symbiotes supérieurs, avec des enveloppes fongiques aériennes bien développées et des réseaux de Hartig. Troisièmement, déterminer si les champignons formant des ectomycorhizes (qui pourraient alors constituer une voie de passage pour l'azote fixé) chez l'aulne, peuvent en donner avec d'autres arbres, comme le peuplier (Populus) et le saule (Salix). Pour la définition des ecto- et des endomycorhizes, leur biologie, et leur présence sur les racines des arbres forestiers, voir Fortin et Carlisle (1983).

Pendant la période de 1980 à 1981, 46 cultures pures provenant de 28 champignons potentiellement mycorhizes, associés à Salix, Alnus, Amelanchier, Betula, Picea glauca, Populus balsamea, P. tremuloides, Pinus resinosa et Abies balsamea, furent prélevées et donnèrent de bons résultats. En 1981 et 1982, on préleva encore 86 autres souches de 67 différents champignons potentiellement ectomycorhizes (tableau 20), et des espèces d'Alpova, d'Amanita, de Cenococcum, de Cystoderma, de Laccaria, de Pisolithus et de Thelephora furent obtenues à partir d'autres sources (Fortin et Perinet 1981). Tous ces champignons ne donnèrent pas sur l'agar des isolats utilisables; seuls 40 d'entre eux permirent d'effectuer la synthèse expérimentale d'ectomycorhizes dans des poches de croissance en matière plastique (Fortin, 1981, Godbout et Fortin, 1983).

La méthode de la poche de croissance est une technique non aseptique pour synthétiser les ectomycorhizes. Elle permet un grand nombre d'essais simultanés dans un espace restreint à l'intérieur d'une cabine où il est possible de faire varier les conditions environnementales, (Piché et Fortin 1982, Fortin et al. 1983). D'autres techniques, comme celles faisant appel à du mica expansé (sans ou avec de la sphaigne pour contrebalancer la haute capacité tampon du mica) dans des fioles d'une capacité de 1 litre, bouchées avec du coton, sont largement utilisées depuis 20 ans. Les inconvénients de ces techniques sont les suivants: la température de la fiole peut augmenter; le CO_2 peut constituer un facteur limitatif après quelques heures de photosynthèse active par la plante verte; il est nécessaire d'ajouter du glucose; les résultats sont parfois difficiles à interpréter. Des méthodes ont été mises au point pour surmonter ces problèmes, mais elles présentent toutes des difficultés et ne permettent pas

d'observer la formation des ectomycorhizes, ni le développement de la phase aérienne.

La méthode de la poche fait appel à une poche plate en polyester, à col ouvert, contenant un mince tampon de papier et une solution nutritive. La poche peut être fermée par une pince, et accrochée à un support installé dans une cabine de croissance. Le système radiculaire de la plante pousse dans le plant formé par la surface du tampon.

Dans l'étude ENFOR, les graines d'aulnes furent stratifiées pendant deux semaines dans de l'eau distillée à 4°C, avant leur germination sur de la silice humide. Après cinq jours, on transféra les petits semis dans des poches de croissance contenant 15 ml de solution nutritive (solution minérale de Crone modifiée) en laissant émerger les cotylédons verts hors du sac. Sept jours après le transfert, les semis d'aulnes furent inoculés à l'aide de la souche pure ACNI^{AG} de Frankia. Après la formation de nodules visibles, entre le 45^{e} et le 70^{e} jour après le transfert dans les poches, les semis furent inoculés par des ectomycorhizes. Les champignons, cultivés sur agar MNM furent introduits dans les poches sous forme de pastilles, des espaces d'aire étant maintenus entre le papier et la matière plastique de la poche grâce à de la mousse 20x5x5 mm. Les poches se fermaient à l'aide de pinces. Pour chaque combinaison hôte-champignon, on prépara cinq doubles, avec des témoins non inoculés; les semis furent placés dans des poches à l'intérieur de chambres de croissance, avec une exposition de 16 heures à une lumière de 10 K lux et sous une température de 22°C-16°C (jour et nuit). Les détails de ces méthodes sont décrits par Godbout et Fortin (1983).

Le tableau 20 présente les excellents résultats de la synthèse d'ectomycorhizes sur Alnus rugosa, A. crispa et Populus tremuloides. D'autres auteurs (par ex. Molina 1979, 1981) sont d'avis que le genre Alnus est très spécifique dans ses associations fongiques ectomycorhizes. Par contre, le programme de recherches ENFOR montre qu'Alnus rugosa et A. crispa forment des ectomycorhizes avec de nombreux champignons, et que ces espèces n'étaient pas très spécifiques (tableau 20).

Le développement des ectomycorhizes variait considérablement. Certaines poches renfermaient plus de 15 extrémités radiculaires mycorhizes d'aulnes par tampon d'inoculum, d'autres entre 5 et 15, d'autres encore moins de 5. Les phases aériennes de ces ectomycorhizes ont été décrites en détail par Godbout et Fortin (1983).

Il est intéressant de remarquer que parmi ces dix espèces fongiques formant des ectomycorhizes sur les aulnes, cinq en formaient également sur Populus tremuloides. Il s'agissait de Cortinarius cf. subporphyropus, Laccaria laccata, Paxillus involutus, Pisolithus tinctorius, et Scleroderma citrium. Certains des autres inoculums donnant des résultats positifs, comme Hebeloma crustuliniforma et Cenococcum geophilum, sont

Tableau 20. Liste des isolats de champignons employés, avec année d'isolement, hôte associé et degré de formation d'ectomycorhizes avec *Alnus crispa*, *A. rugosa* et *Populus tremuloides*

Numéro de l'isolat	Espèce de champignon	Année d'isolement	Hôte associé[1]	*Alnus rugosa*	*Alnus crispa*	*Populus tremuloides*
CG-281*	*Alpova diplophloeus* (Zerrer & Dodge) Trappe & Smith	1981	Alc	+++	+++	
77-8	*Amanita citrina* S.F. Gray	1977	-	-		
CG-59	*Amanita muscaria* (Fr.) Hooker	1980	Pot	-	-	+
CG-237	*Amanita rubescens* (Fr.) S.F. Gray	1981	Pid	(-)		
CG-236*	*Boletus ornatipes* Pk	1981	Bep	-		(-)
CG-16	*Boletus piperatus* (Fr.)	1980	Pot	(-)		(-)
XX-50	*Cenococcum geophilum* Fr.	1967	Pim	-	+	+
DGL 80221E.15*	*Cenococcum geophilum* Fr.	1980	Pim	+	-	
CG-274*	*Cortinarius alboviolaceus* (Pers. ex Fr.) Fr.	1981	Pot	-		
CG-283*	*Cortinarius hercynicus* (Pers.) n.c.	1981	Alr, Pot	-	-	
DM 20.8,80/1*	*Cortinarius semisanguineus* (Fr. Gill.)	1980	Pim	-		
CG-47*	*Cortinarius* cf. *subporphyropus* (Pilát)	1980	Pot	++	++	+
77-9	*Fuscoboletinus glandulosus* (Pk) Pomerleau & Smith	1977	Pim	-		
CG-219	*Gautieria graveolens* Vitt.	1981	Pim	(-)		
CG-225	*Gyrodon merulioides* (Schw.) Sing.	1981	Fra		-	-
CG-2	*Gyrodon merulioides* (Schw.) Sing.	1980	Fra	-	-	-
CG-205	*Gyromitra esculenta* Fr.	1981	Pim		-	-
CG-278*	*Hebeloma crustuliniforme* (Bull. ex St-Amans) Quélet	1981	Pot	+	+	
75-1	*Hebeloma cylindrosporum* Romagnési	1975	Pip		-	
CG-208*	*Hebeloma mesophaeum* (Pers. ex Fr.) Quélec	1981	Pot, Sa		-	+
CG-273*	*Hyebeloma* cf. *velutipes* Bruchet	1981	Pot	-		
CG-211	*Laccaria laccata* (Fr.) B. & Br.	1981	Alr, Pot	+	+	+
CG-258*	*Lactarius hibbardae* Pk var. *hibbardae*	1981	Pot		-	
CG-277*	*Lactarius pubescens* Fr. var. *pubescens*	1981	Bep	-		
CG-53*	*Leccinum aurantiacum* (Bull. ex St-Amans) S.F. Gray	1980	Pot	-		+
CG-22	*Leccinum griseonigrum* Smith, Thiers, & Watling	1980	Pot, Pir	-		+
CG-72	*Leccinum holopus* (Rostk.) Watling	1980	Bep	+	+	
CG-235*	*Leccinum subglabripes* (Pk) Sing.	1981	Bep, Pot	-	(-)	
CG-242	*Leccinum subglabripes* (Pk) Sing.	1981	Pot, Bep	-		
CG-269*	*Leccinum subleucophaeum* Dick & Snell	1981	Bep	+	+	
CG-82	*Lycoperdon perlatum* Persoon	1980	Pot		-	
CG-210	*Mutinus caninus* (Pers.) Fr.	1981	Tho	-		

Tableau 20. (Suite)

Numéro de l'isolat	Espèce de champignon	Année d'isolement	Hôte associé[1]	Alnus rugosa	Alnus crispa	Populus tremuloides
CG-9	Paxillus involutus (Btsch.) Fr.	1980	Pot	++	++	+
76-1	Pisolithus tinctorius (Pers.) Coker & Couch	1976	-	+	+	+
CG-77*	Psathyrella rigidipes (Peck.) A.H. Smith	1980	Sa	(-)		
CG-218	Rhizopogon	1981	Pim, Pid	-		-
CG-229	Rhizopogon	1981	Pid, Pir	-		-
CG-261	Rhizopogon	1981	Pir		-	-
CG-240*	Scleroderma arenicola Zeller	1981	Acs, Fag	(-)	(-)	
CG-65	Scleroderma citrinum Pers.	1980	Alc. Bep	+	+	+
CG-224	Scleroderma citrinum Pers.	1981	Fag	-	(-)	
DGL 81121B*	Scleroderma citrinum Pers.	1981	Fag, Our	-	-	
CG-241*	Scleroderma lycoperdoides Schw.	1981	Acs, Fag	-	(-)	
77-12	Suillus grevillei (Klotzsch) Singer	1977	Lal	-		
77-1	Suillus tomentosus (Kauf.) Sing., Snell & Dick	1977	Pid	-		
CG-128	Thelephora terrestris (Ehrh.) Fr.	1980	Pot	-	-	+
CG-260	Tricholoma cingulatum (Fr.) Jacobasch	1981	Pot, Sa	-		
CG-41	Tricholoma falvovirens (Fr.) Lund.	1980	Pot	(-)		(-)
CG-93*	Tricholoma populinum sensu Pilát	1980	Pot	-		+
CG-263*	Tricholoma sejunctum (Fr.) Quél.	1981	Pir	(-)		
CG-71*	Xerocomus subtomentosus (Fr.) Quél.	1980	Pot	-	-	
CG-244*	Xerocomus subtomentosus (Fr.) Quél.	1981	Pim	-		

*: Documentation à l'herbier de l'Université de Toronto.
+++: >15 extrémités radiculaires mycorhizées par pastilles; ++: entre 5 et 15; +: moins de 5.
-: absence de formation de mycorhizes.
(-): pas de croissance visible du champignon dans la poche.
[1]+: Acs: Acer saccharum Marsh.; Alc: Alnus crispa (Ait.) Pursh; Alr: Alnus rugosa (Regal) Fern; Bep: Betula papyrifera Marsh; Fag: Fagus grandifolia Ehrh.; Fra: Fraxinus americana L.; Lal: Larix laricina (Du Roi) K. Koch; Pid: Pinus divaricata (Ait.) Dumont; Pim: Picea mariana (Mill.) B.S.P.; Pir: Pinus resinosa Ait.; Pot: Populus tremuloides Michx.; Our: Quercus rubra L.; Sa: Salix sp.; Tho: Thuja occidentalis L.

considérés comme possédant une vaste gamme d'espèces-hôtes, et il se pourrait que quelques-uns des champignons présentés au tableau 20 forment des ectomycorhizes avec les aulnes et d'autres essences dans des conditions différentes. Le fait que les aulnes possèdent au moins quelques (et peut-être même un grand nombre) symbiotes mycorhizes en commun avec d'autres arbres laisse supposer que théoriquement il est possible qu'il existe une voie de transfert de l'azote par les hyphes à partir d'arbres avec associations symbiotiques fixatrices d'azote vers des arbres dépourvus de ces associations.

Aux endroits où il y avait formation d'ectomycorhizes sur les aulnes, certains comportaient un réseau régulier de Hartig entre les cellules de l'épiderme radiculaire, d'autres ne présentaient un réseau qu'aux extrémités, et d'autres encore en étaient complètement dépourvus. Dans le cas d'Alpova diplophloeus, il y avait présence d'un réseau de Hartig uniformément réparti jusqu'à la coiffe de la racine, mais seulement entre les cellules épidermiques et non dans le cortex. Dans d'autres mycorhizes, comme celles formées par Paxillus involutus, le réseau épidermique se ne retrouvait qu'à la base des mycorhizes. Chez certaines mycorhizes (par ex. Alpova sur Alnus rugosa), celles-ci allaient en s'incurvant, et le champignon semblait avoir une influence sur l'allongement radiculaire (Gobout et Fortin 1983).

Bien que l'aulne puisse former des mycorhizes avec beaucoup de champignons et qu'il n'ait pas un caractère spécifique particulier, le genre Alnus semble se différencier des autres du fait que seuls certains champignons ectomycorhizes forment rapidement des réseaux de Hartig. Alpova diplophloeus, apparemment spécifique pour l'aulne, était lors de ces essais le seul champignon qui pénétrait rapidement entre les cellules radiculaires de l'aulne pour former des réseaux de Hartig. D'autres champignons possédant une vaste gamme d'hôtes sont plus lents à s'adapter, à pénétrer entre les cellules et à former des réseaux de Hartig. Les réseaux épidermiques de Hartig, observés chez les aulnes (plus précisément Betulaceae) présentent des caractéristiques différentes de celles des réseaux de Hartig observés normalement entre les cellules du cortex. Des réseaux épidermiques ont été observés chez d'autres membres de Betulaceae, comme Betula, Carpinus et Corylus (Giltrap 1979). Chez les gymnospermes, le réseau de Hartig traverse habituellement plusieurs couches du cortex.

Les résultats ainsi obtenus font dire à Godbout et Fortin (1983) qu'il existe deux types distincts de réseaux de Hartig, le réseau cortical chez les gymnospermes et le réseau épidermique chez les angiospermes. Il reste à déterminer lequel de ces deux types de réseaux de Hartig est le plus avantageux pour l'hôte. Les recherches montrent également que l'inoculation d'une racine d'aulne et la formation de nodules ne semblent pas modifier les facteurs d'identification, ni les processus physiologiques internes qui conduisent à l'inoculation fongique et à la formation de réseaux et de manteaux de Hartig ectomycorhizes. Voilà qui soulève beaucoup de questions quant aux mécanismes d'infectivité.

10.2 Transfert de l'azote par les ectomycorhizes de l'aulne (M. Couture)

Le but de cette expérience préalable était de déterminer si oui ou non les mycorhizes d'aulnes actinorhizes peuvent transporter par l'intermédiaire des hyphes l'azote fixé jusqu'à un plant de Pinus strobus L. avec un champignon mycorhize commun.

Des recherches préliminaires portant sur les méthodes, en 1981 et 82, ont montré que des associations symbiotiques multiples pin-aulne-Frankia-mycorhize pouvaient être créées artificiellement dans les poches de croissance en matière plastique, décrites précédemment. Lors des premiers essais, le champignon Pisolithus tinctorius formait des mycorhizes aussi bien sur l'aulne que sur le pin, mais en favorisant le pin; il fut remplacé par Paxillus involutus. L'aulne semblait exercer un effet néfaste sur les racines du pin, probablement par allélopathie, lorsqu'on faisait croître les deux essences dans la même poche en matière plastique. Pour surmonter cette difficulté, une méthode à poche jumelle fut mise au point (Fortin 1982).

En 1982 et 1983, la méthode de la poche jumelle fut utilisée avec ^{15}N pour évaluer la fixation d'azote par l'aulne, ainsi que la possible assimilation par le pin, via les hyphes mycorhizes, d'azote fixé.

Des graines stérilisées en surface furent utilisées pour faire pousser des plants de Pinus strobus et d'Alnus crispa dans des conditions aseptiques. Après introduction de ces deux espèces d'arbres dans les poches jumelles de croissance en matière plastique, on les inocula à l'aide de Paxillus involutus, qui, d'après l'étude ENFOR, a la propriété de former des mycorhizes sur les aulnes et d'autres essences. Il y avait des témoins sans mycorhizes, et les plants furent marqués au $^{15}N_2$ à l'âge de trois mois.

Pour le marquage des plants au $^{15}N_2$, l'isotope était produit à partir de $^{15}NH_4C\ell$ (99 % de ^{15}N) avec addition d'hypobromite. On estimait à 10 % la concentration de ^{15}N dans N_2 atmosphérique. Le marquage des arbres se faisait comme suit: six unités de plants étaient montées en série et reliées à un piège à bioxyde de carbone, ainsi qu'à une pompe péristaltique scellée hermétiquement à l'aide d'un manomètre à eau. Cinq plants réunis par couples (un couple de chaque essence par poche jumelle) furent utilisés dans chacune des six unités, pour un total de 30 plants. Seize de ces plants couplés étaient mycorhizes et quatorze non mycorhizes. L'ensemble du système, installé dans une chambre de croissance, fut soumis à une exposition de 15 000 lux et à une température de 22°C.

Dans l'une des expériences, on exposa les plants à du $^{15}N_2$ gazeux pendant cinq jours, et dans une autre durant 18 jours. Les plants marqués furent ensuite récoltés, fractionnés en tiges, feuilles et racines, elles-mêmes séchées, pesées et analysées pour l'azote total par la méthode Kjeldahl, et pour le ^{15}N par spectrométrie de masse.

Les tableaux 21 et 22 présentent les poids, la teneur en azote et la quantité de ^{15}N fixée. Dans les conditions de l'expérience, l'inoculation à l'aide des mycorhizes n'eut aucun effet notoire sur le poids des aulnes ou des pins, comme on pouvait s'y attendre du fait que les mycorhizes n'avaient été présentes que pendant trois semaines. Les feuilles d'aulnes renfermaient 1,6 % d'azote, comparativement à 0,8 % dans les tiges et 1,3 % dans les racines. Les feuilles, tiges et racines de pins contenaient respectivement 0,6 %, 0,3 % et 0,6 % d'azote.

Après cinq jours d'exposition à $^{15}N_2$ gazeux, la fixation nette d'azote par les plants d'aulnes avec mycorhizes était de 810µgN (162µgN par plant par jour); les aulnes avec mycorhizes fixaient 991µg (198µgN par plant par jour). Après 18 jours d'exposition à $^{15}N_2$, les plants avec et sans mycorhizes fixaient respectivement 2626 et 3577µg de N par plant (150µgN et 200µgN par plant par jour). Environ 50 % de l'azote fixé se retrouvait dans les racines, 40 % dans les feuilles, et 10 % dans les tiges.

^{15}N apparaissait dans les tissus du pin, et on retrouvait à peu près la même quantité d'isotopes dans les pins avec ou sans mycorhizes. La fixation d'isotopes atteignait environ 0.5µg de

Tableau 21. Masse, concentration d'azote et fixation d'azote chez l'aulne mycorhizé et non mycorhizé (A. crispa)

	Non mycorhizé[1]				Mycorhizé[2]				Abondance naturelle de ^{15}N
	Masse anhydre (mg)	N-NH_4 (%)	Excès de ^{15}N (%)	^{15}N fixé mg/plant	Masse anhydre (mg)	N-NH_4 (%)	Excès de ^{15}N (%)	^{15}N fixé mg/plant	
Exp. I: 5 jours d'exposition à ^{15}N									
Feuilles	244	1,6	0,882	344(35 %)	254	1,6	0,561	288(28 %)	0,0009
Tige	104	0,8	1,451	121(12 %)	115	0,8	1,267	116(14 %)	0,0009
Racines	269	1,3	1,508	526(53 %)	308	1,3	1,168	466(58 %)	0,0046
Total	617			991(100 %)	677			810(100 %)	
N fixé par plant et par jour (mg):				198				162	
Exp. II: 18 jours d'exposition à ^{15}N									
Feuilles	369	1,3	1,211	1252(48 %)	434	1,4	2,965	1800(50 %)	0,0034
Tige	147	0,8	2,448	287(11 %)	153	0,8	2,893	354(10 %)	0,0030
Racines	433	1,0	2,518	1087(41 %)	444	1,1	2,916	1423(40 %)	0,0033
Total	949			2626(100 %)	1031			3577(100 %)	
N fixé par plant et par jour (mg):				146				200	

[1]Moyenne de 14 plants
[2]Moyenne de 16 plants

Tableau 22. Masse, concentration d'azote et fixation d'azote chez le pin mycorhizé et non mycorhizé (Pinus strobus)

	Non mycorhizé[1]				Mycorhizé[2]				Abondance naturelle de ^{15}N
	Masse anhydre (mg)	N-NH_4 (%)	Excès de ^{15}N (%)	^{15}N fixé mg/plant	Masse anhydre (mg)	N-NH_4 (%)	Excès de ^{15}N (%)	^{15}N fixé mg/plant	
Exp. I: 5 jours d'exposition à ^{15}N									
Feuilles	45	0,6	0,010	0,1(9 %)	58	0,7	0,004	-	0,0065
Tige	16	0,3	0,035	0,1(9 %)	21	0,3	0,016	-	0,0130
Racines	54	0,6	0,030	0,9(81 %)	66	0,7	0,010	0,5(100 %)	0,0021
Total	115			1,1(100 %)	145			0,5(100 %)	
N fixé par plant et par jour (mg):				0,2				0,1	
Exp. II: 18 jours d'exposition à ^{15}N									
Feuilles	62	0,6	0,009	0,2(7 %)	63	0,6	0,008	0,2(8 %)	0,0030
Tige	18	0,2	0,044	0,1(3 %)	18	0,2	0,019	0,1(4 %)	0,0035
Racines	70	0,6	0,067	2,6(90 %)	74	0,6	0,057	2,3(88 %)	0,0061
Total	150			2,9(100 %)	155			2,6(100 %)	
N fixé par plant et par jour (mg):				0,2				0,1	

[1]Moyenne de 14 plants
[2]Moyenne de 16 plants

^{15}N par plant après 5 jours d'exposition à $^{15}N_2$, et 2,6µg par plant après 18 jours. En tout, 90 % de l'isotope apparaissait dans les racines.

Le système de marquage au ^{15}N fut une réussite aussi bien pour les aulnes que pour les pins. En dépit du fait qu'il y avait apparition de l'isotope ^{15}N dans le pin, l'écart entre les teneurs en ^{15}N des pins avec mycorhizes et de ceux sans mycorhizes était trop petit pour pouvoir conclure à une intervention quelconque des mycorhizes dans le transfert de ^{15}N fixé, à partir de l'aulne jusqu'au pin.

Les résultats n'étaient pas concluants, mais il est possible aussi que les facteurs suivants aient joué un certain rôle: développement insuffisant des mycorhizes; période d'exposition à $^{15}N_2$ trop courte; plantes trop jeunes; et méthode trop peu sensible. Étant donné que les associations symbiotiques des racines d'aulnes (Frankia) fixent l'azote, et qu'aussi bien l'aulne que le pin forment des ectomycorhizes avec Paxillus (et probablement avec d'autres champignons), il ne semble pas y avoir d'obstacle majeur au transfert de l'azote fixé par l'aulne jusqu'au pin. L'hypothèse voulant que les hyphes des mycorhizes agissent comme une voie de passage pour l'azote fixé, à partir des plants actinorhizes vers d'autres plants dans les écosystèmes forestiers mérite d'être étudiée plus avant.

10.3 Fixation d'azote dans la rhizosphère (C. Camiré et B. Côté)

La documentation donne généralement l'impression que dans la zone tempérée les micro-organismes vivant à l'état libre ne contribuent qu'assez faiblement à la fixation d'azote (par ex. 2 à 5 kg ha^{-1} an^{-1}) dans les sols forestiers et autres (Fortin et al. 1983). Mais à certains endroits, comme les pelouses et les forêts de conifères, on constate un gain inexpliqué allant jusqu'à 55 kg ha^{-1} an^{-1} d'azote dans le sol, phénomène qui est peut-être dû à une fixation biologique non symbiotique d'azote par les bactéries présentes à l'état libre et à l'état associé dans les rhizosphères des plantes supérieures (Postgate 1978, Knowles 1965, Fortin et al. 1979, Brouzes et al. 1969). Dans les tropiques, les bactéries associées aux herbes fixent environ 5 à 30 kg ha^{-1} an^{-1}, et l'association Azolla-Anabaena est capable de fixer environ 60 à 80 kg d'azote chaque année, alors que dans la zone tempérée on n'a jamais pu observer de phénomène équivalent.

À noter cependent que les rendements en fourrage et en céréales ainsi que la teneur en azote ont été améliorés par inoculation de la rhizosphère avec Azospirillum, bactérie fixant l'azote et présentant une vaste répartition géographique. Ce micro-organisme forme des associations symbiotiques dans la couche de mucigel (et parfois dans les espaces intercellulaires du cortex) des racines de plants de Gramineae. Le mécanisme précis de la relation plant-bactérie n'a pas été établi de façon claire et nette. Au laboratoire on a constaté une activité accrue de la

nitrogénase dans les racines inoculées, mais il est possible qu'il s'agisse d'un équilibre hormonal (Inbal et Feldman 1962).

Il est indispensable d'examiner le rôle de ces rhizosphères sur le terrain; en effet, il est possible qu'ils remplacent dans une certaine mesure les engrais azotés utilisés pour la culture de maïs sucré (Dobereiner et Day 1976, Avivi et Feldman 1982, Kapulnik et al. 1982). Il est intéressant de remarquer que cet effet de la rhizosphère est important dans le cas du maïs sucré, espèce relativement riche en sucres qui pourraient se retrouver dans les exudats des racines et fournir de l'énergie pour l'activité de la nitrogénase.

Il est donc possible que la fixation d'azote par les rhizosphères des arbres soit plus importante qu'il n'est généralement admis.

Un essai préalable fut effectué à l'aide de carottes de sol de forêt de feuillus, dans une serre pourvue d'aulnes seuls, de peupliers seuls, d'un mélange d'aulnes et de peupliers, et d'un témoin sans arbres. Les aulnes étaient d'un génotype incapable de former des nodules. Les carottes furent placées dans des tubes en matière plastique de 15 cm x 3 cm. Une fois l'acétylène contaminée, on évalua l'activité de la nitrogénase par réduction acétylénique sur un chromatographe à phase gazeuse après une heure, deux heures et quatre heures. Lors du premier essai, seules de petites quantités d'acétylène furent réduites, et la fixation d'azote par les organismes vivant à l'état libre dans le sol et les rhizosphères des arbres étaient donc très faibles. Dans un autre essai, on ajouta une série de sucres, et bien que l'activité de la nitrogénase fût plus élevée que précédemment, elle demeurait faible.

La fixation d'azote par des organismes existant à l'état libre ou associé est loin d'avoir été prouvée, mais il se peut aussi que la méthode n'était pas assez sensible. De meilleurs résultats pourront être obtenus à l'avenir grâce à l'utilisation de l'isotope ^{15}N comme traceur, et en étudiant des pins plutôt que des feuillus. Il s'agit là d'un champ d'étude à explorer plus en profondeur; en effet, la documentation laisse supposer que la fixation d'azote par des bactéries libres ou associées dans la rhizosphère des arbres pourrait être plus importante qu'on ne le pense en général.

11.0 CONCLUSIONS

11.1 Implantation de parcelles d'aulnes et d'autres essences

i L'implantation expérimentale d'aulnes et d'autres essences dans des parcelles à Villeroy, Saint-Louis, Saint-Lambert, Amos (Québec), et sur le campus de l'Université Laval, donna au moins partiellement de bons résultats en dépit des pertes initiales dues au gel, aux

insectes et aux maladies. Deux conclusions s'imposaient. Essayer de remplacer les pertes à Amos et dans la tourbière de Saint-Lambert; et surtout concentrer les efforts futurs sur le site limoneux de Saint-Lambert, les sites de Villeroy et de Saint-Louis, ainsi que sur les parcelles de sol de feuillus au campus de l'Université Laval.

ii Bien que les sites de Saint-Louis, Saint-Lambert et de Villeroy soient encore trop jeunes pour être utilisés à des fins d'étude à court terme des effets de l'aulne sur la croissance des arbres et la fertilité du sol, ces parcelles, qui ont fait l'objet d'un étalonnage attentif, seront précieuses pour les recherches futures dans le domaine des interactions entre l'aulne, d'autres essences et le sol. Cela est particulièrement vrai pour le site du campus où le suivi est le plus efficace.

iii Le taux de mortalité des arbres de la tourbière était en partie dû au manque de phosphore qui venait interférer avec l'approvisionnement en énergie des mycorhizes et des actinorhizes, ce qui entraînait une diminution de l'absorption aussi bien d'azote que de phosphore par ces deux associations symbiotiques. Le site pose d'intéressants problèmes nutritionnels qui mériteraient d'être étudiés plus avant.

iv Les principaux parasites s'attaquant aux arbres des parcelles étaient les suivants: tenthrède de l'aulne (Arge macleayi) chez Alnus; calligraphe du saule (Plagiodera versicolor) et orcheste du saule (Orchestes rufipes) chez Salix. Dans le cas de Populus tremuloides, il y avait des brûlures chez les pousses d'un an, ainsi que des dégâts dus aux calligraphes et orchestes du saule, et aux pucerons. Il faudra peut-être remplacer le tremble par un arbre d'une autre provenance. L'attaque de l'aulne par la tenthrède suscita des recherches sur les parasites et les maladies de l'aulne en général.

v Environ 46 maladies furent observées chez l'aulne, dont seulement deux étaient réellement importantes: la pourriture blanche sur les tiges causée par des organismes comme Poria spp., particulièrement aux endroits humides; la déformation des chatons femelles provoquée par Téphrina, entraînant une baisse de rendement des semences. Le rôle des nombreux myxomycètes présents chez l'aulne demeure un mystère.

vi Bien que de nombreux insectes s'attaquent à l'aulne, une revue de la documentation à la partie I du présent rapport montre que les tenthrèdes, et particulièrement les tenthrèdes introduites artificiellement, sont les principaux et seuls parasites de l'aulne. Les dommages infligés par les tenthrèdes dans les parcelles reflètent cet état de choses.

vii Les équations prévisionnelles pour la biomasse et les agents nutritifs des arbres relativement petits de ces

parcelles seront utilisés pour les évalutions futures. Jusqu'ici, les aulnes n'ont pas modifié de façon sensible la croissance des autres espèces, mais il est encore trop tôt pour conclure. Les données d'étalonnage des sols et des arbres sont prêtes pour une utilisation future.

viii Des parcelles expérimentales étroitement contrôlées, qui renfermaient différentes combinaisons d'aulnes et de peupliers hybrides, selon différents espacements, et qui servaient pour un essai de provenance d'Alnus glutinosa, et pour l'utilisation de banques de données aux fins d'études d'allélopathie et d'observation de plants actinorhizes fixateurs d'azote, donnent déjà d'excellents résultats, et seront de plus en plus utiles comme outils de recherches dans les années à venir.

ix Des expériences bien conçues permettant d'étudier sur le terrain les effets des aulnes sur la croissance d'essences associées et sur la fertilité du sol, sont requises de toute urgence sur une vaste gamme de sites.

11.2 Contenu nutritif de la litière et des sols dans les peuplements d'Alnus rugosa

i L'étude de peuplements naturels d'Alnus rugosa au Québec, à la Guadeloupe et à Courcelles, a montré que le sapin baumier (Abies balsamea) associé à l'aulne renfermait en valeur absolue davantage de N, P, K, Ca et Mg que le sapin non associé à l'aulne. Ce dernier donnait environ 1600 kg ha^{-1} an^{-1} de litière de feuilles, ce qui équivaut à 43 kg ha^{-1} an^{-1} d'azote. L'humus des sols d'aulnes produisait in vitro d'importantes quantités de N minéral, et la nitrification était assez importante, même à un pH très faible (3,9), pour conclure à la présence de souches de bactéries nitrifiantes acidophiles. Les recherches sur des emplacements naturels de ce type peuvent fournir un grand nombre de données, en attendant que les principales parcelles expérimentales soient assez développées.

11.3 Croissance d'Alnus et de Populus selon divers mélanges et espacements

i Les résultats préalables de l'étude des effets des espacements et du nombre d'aulnes dans un peuplement d'aulnes et de peupliers montrent que, lorsque les espacements sont faibles, la présence des aulnes multiplie par deux ou trois la croissance des peupliers après trois années. Dans tous les cas, les peuplements d'aulnes seuls avaient des rendements supérieurs aux peuplements de peupliers seuls.

La répartition et le nombre d'aulnes dans un peuplement mixte sont des facteurs essentiels pour le rendement des essences associées. Il apparaît déjà que le nombre optimal d'aulnes par acre pourrait bien varier avec l'âge du peuplement. D'autres expériences sur le

terrain sont nécessaires pour étudier ce point, et ainsi obtenir de meilleures données de gestion.

11.4 Bilan d'azote pour l'aulne

i La caractérisation d'une espèce d'aulne sans nodulation sera précieuse pour les expériences futures lorsque la nodulation et la fixation symbiotique d'azote risquent de cacher d'autres processus faisant intervenir l'azote.

ii Cet aulne sans nodulation constituera un témoin lors de l'étude de la fixation d'azote sur le terrain à l'aide d'isotopes traceurs ^{15}N.

iii La production totale et la teneur en azote des parcelles renfermant des aulnes, des peupliers, et des mélanges d'aulnes et de peupliers, sont deux ou trois fois plus élevées dans les parcelles renfermant des aulnes.

iv La production et la teneur en azote du peuplier étaient plus élevées en présence de l'aulne, même lorsqu'il n'y avait chez ce dernier ni formation de nodules ni fixation d'azote selon le mode symbiotique, ce qui laisse supposer un phénomène de commensalisme. Cette meilleure croissance des essences associées aux aulnes n'est peut-être pas simplement due à un effet direct de l'azote.

11.5 Croissance et survie des provenances d'Alnus glutinosa

i L'essai de provenance d'Alnus glutinosa à la pépinière de l'Université Laval connut un fort taux de mortalité en 1982-1983 pour des raisons inexpliquées.

11.6 Croissance des aulnes et des saules sur des ballastières de la baie James (Québec)

i De grandes étendues perturbées de la baie James (Québec) furent reboisées, avec de bons résultats, à l'aide d'un million d'aulnes dans le cadre d'une étude de faisabilité du projet ENFOR de l'Université Laval. Les plants étaient des aulnes inoculés par Frankia pour des programmes de recherche financés par d'autres organismes.

ii Conclusion de l'étude: il fallait éviter, au moins à la baie James, de planter Alnus crispa sur des pentes exposées au nord-est. Cette essence préfère un terrain en pente douce, moyennement drainé et constitué de limon sableux.

iii À ces endroits, la concentration de phosphore était cruciale pour une bonne croissance de l'aulne de d'autres essences (Salix spp. et Pinus banksiana); en outre, l'inoculation de mycorhizes sélectionnées faciliterait l'absorption de phosphore par l'arbre.

11.7 Relations allélopathiques

i Des extraits de feuilles et de bourgeons de Populus balsamifera inhibaient la croissance, l'absorption d'azote foliaire, la nodulation, et l'activité de la

nitrogénase chez les semis d'Alnus crispa, et perturbaient la germination des graines.

ii Les extraits de peupliers avaient pour effet de déformer les radicelles qui sont les points d'infection par Frankia chez l'hôte. Ce phénomène est probablement, au moins en partie, responsable de la baisse de nodulation, bien que la photosynthèse puisse également jouer un rôle.

iii Les produits de lessivage renfermaient des acides phénoliques des séries cinnamique et benzoïque. Il s'agit peut-être là des composés inhibiteurs.

iv Les effets allélopathiques dans le cas du peuplier montrent qu'il faut tenir compte pour l'implantation de peuplements, de l'effet des essences associées sur l'aulne dans les plantations mixtes. D'autres recherches portant sur ces interactions entre plants sont nécessaires pour guider les responsables.

v La nodulation chez le jeune aulne s'accompagne d'un développement radiculaire moindre que chez l'aulne sans nodules.

11.8 Isolement, culture, conservation, infectivité, efficacité, production à grande échelle et utilisation des souches supérieures de Frankia

i Jusqu'à tout récemment, on connaissait très peu de choses sur Frankia, mais les travaux de l'Université Laval ont permis d'isoler, d'expérimenter et de cultiver des souches sélectionnées. Cela a permis d'ajouter 250 souches analysées de Frankia à la banque déjà importante de matériel génétique à Laval; on dispose donc désormais d'une réserve de grande valeur pour des recherches et des opérations futures faisant appel à des arbres et à des arbrisseaux actinorhizes.

ii Il est clairement établi qu'il existe des souches de Frankia sporulantes (Sp^+) et non sporulantes (Sp^-), et que le type sporulant n'est peut-être pas aussi efficace que son contraire pour la fixation d'azote.

iii La différence entre Sp^+ et Sp^- constitue une base appropriée pour la taxonomie de Frankia.

iv Frankia est le seul actinomycète qui contienne le sucre 2-O-méthyl-D-mannose, mais la chromatographie de partage gaz-liquide d'hydrolysats de cellules entières montre qu'un spectre de huit sucres (rhamnose, xylose, galactose, 2-O-méthyl-D-mannose, glucose et inositol) constitue un meilleur marqueur pour Frankia.

v Frankia peut maintenant être mise en culture dans des fermenteurs industriels, décomposée dans des mélangeurs, et appliquée à grande échelle à l'aide de dispositifs d'arrosage classiques de serres dont les filtres ont été enlevés. Il suffit d'un tube de 15 ml (une seule colonie) d'isolats de Frankia pour inoculer 50 semis d'aulnes. Les techniques d'application existent et sont déjà utilisées. Un laboratoire privé (les Laboratoires

Rhizotec, Inc.) produit déjà des inoculums de Frankia à l'échelle commerciale, et il existe des possibilités d'exportation.

11.9 Survie des symbiotes de Frankia sur le terrain

i Bien que les inoculums sélectionnés de type rhizobium tendent à persister pendant seulement un à trois ans chez les légumineuses, il est possible que Frankia persiste pendant des périodes beaucoup plus longues dans les nodules actinorhizes pérennes.

Des espèces d'aulnes et d'Elaeagnus furent inoculées à l'aide de souches de Frankia sélectionnées ($ACNI^{AG}$, $AGNI^{AG}$, $EUNI_f20$) et plantées dans un sol forestier en vue d'observations futures; malheureusement, les plants sont encore trop jeunes pour permettre d'obtenir des résultats. Il semble que certains des inoculums d'Elaeagnus soient sensibles au transport, et il serait donc préférable d'inoculer les plants le plus près possible de la banque de Frankia. De récentes observations voulant que certaines souches de Frankia soient très spécifiques dans leur réaction aux antibiotiques, faciliteront énormément les études de la persistance, sur le terrain, de souches de Frankia sélectionnées.

11.10 Relations entre les symbioses actinorhizes, les mycorhizes, et la rhizosphère

i Contrairement aux indications fournies par la documentation voulant que l'aulne soit très spécifique en ce qui concerne ses symbiotes ectomycorhizes, le programme de recherche ENFOR a montré que beaucoup de champignons (par ex. les espèces Alpova, Cenococcum, Cortinarius, Hebeloma, Laccaria, Leccinum, Paxillus, Pistolithus et Scleroderma) forment des ectomycorhizes avec Alnus rugosa).

ii La morphologie des ectomycorhizes différait de celle que l'on retrouve habituellement chez Pinaceae, par la formation de réseaux de Hartig essentiellement épidermiques et ne pénétrant que légèrement dans le cortex radiculaire. (Généralement les réseaux de Hartig pénètrent profondément dans le cortex).

iii On en a conclu que ces réseaux de Hartig, corticaux et épidermiques, pouvaient servir à différencier les ectomycorhizes de type Betulaceae (par ex. bouleau et aulne). Alpova diplophloeus formait des ectomycorhizes bien développées sur Alnus, mais même ce champignon ne donnait qu'un réseau de Hartig superficiel et épidermique.

iv Étant donné que les racines avec nodules de l'aulne acceptent des inoculums ectomycorhizes, la nodulation ne devrait rien changer au système d'identification constitué par les mycorhizes. Cela soulève maintes questions au sujet des mécanismes d'infectivité.

v Plusieurs champignons qui forment des ectomycorhizes avec l'aulne en forment également avec d'autres essences, comme les pins. Théoriquement, le réseau d'hyphes de ces ectomycorhizes communes dans les sols forestiers, pourrait constituer une voie de passage pour l'azote fixé, à partir de l'aulne jusqu'aux arbres qui sont incapables de fixer cet azote.

vi $^{15}N_2$ fut employé comme traceur isotopique pour vérifier l'hypothèse voulant que les hyphes de mycorhizes agissent comme voie de passage pour l'azote fixé. ^{15}N apparaissait chez le pin non fixateur, mais les quantités étaient trop faibles pour en conclure quoi que ce soit. D'autres recherches utilisant des méthodes plus sensibles sont nécessaires pour cette vérification.

vii D'après la documentation, davantage d'azote serait fixé dans la rhizosphère des plants forestiers qu'on ne le pense habituellement. Cependant, une expérience consistant à mesurer l'azote fixé dans les rhizosphères d'aulnes et de peupliers sans nodules a montré que les rhizosphères fixaient de très petites quantités d'azote, et il n'était donc pas possible de conclure. La fixation d'azote par les rhizosphères des arbres devra être étudiée plus avant.

viii Les champignons ectomycorhizes, réunis dans le cadre de la présente étude, constituent une banque précieuse de matériel génétique pour des recherches futures.

11.11 Conclusions générales

i Le programme ENFOR de l'Université Laval a permis de constituer une base de données pour des recherches et un développement futurs; en outre, la méthode d'inoculation à l'aide de Frankia a déjà dépassé le stade expérimental.

ii Le programme a permis de combler un grande vide dans le domaine des sciences forestières au Canada, en formant des spécialistes au niveau de la maîtrise et du doctorat, oeuvrant dans le domaine de la fixation d'azote et des mycorhizes chez les plants d'arbres forestiers. Il n'y avait antérieurement que très peu de spécialistes dans ce secteur au Canada. Les fonds ENFOR firent "germer" d'autres sources de financement, ce qui a permis la préparation de nombreuses thèses et d'autres publications (voir "Bibliographie"). On peut dire en conclusion que l'étude de l'Université Laval a atteint ses objectifs en constituant une base scientifique et technique pour de futures applications faisant intervenir des plants et des associations symbiotiques fixatrices d'azote.

BIBLIOGRAPHIE

[1]Travail entièrement financé par ENFOR.
[2]Travail partiellement financé par ENFOR.
[3]Retombées du programme ENFOR.

Aviv, Y.; Feldman, M. 1982. The response of wheat to bacteria of the genus Azospirillum. Israel J. Bot 31: 237-245.

[1]Beaulieu, G.; Pregent, G. 1980. Problèmes de développement d'une plantation récente sur une tourbière. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec. 44 pp.

Brouzes, R.; Lasik, J.; Knowles, R. 1969. The effect of organic amendment water content, and oxygen on the incorporation of $^{15}N_2$ by some agricultural and forest soils. Can. J. Microbiol. 15: 899-905.

[3]Camiré, C. 1982. Relation station-nutrition-croissance de l'aulne crispé, du saule et du pin gris dans les bancs d'emprunts de la région LG-2, Baie James, Québec. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec. 68 pp.

[3]Chaboud, A. Mécanismes biochimiques de la reconnaissance chez l'aulne et les Frankia. Thèse de doctorat (en préparation). Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

[1]Côté, B. Étude du cycle de l'azote chez l'aulne glutineux à l'aide de la dilution isotopique naturelle et de l'enrichissement à N^{15}. Thèse de maîtrise (en préparation). Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

Dobereiner, J.; Day, J.M. 1976. Associative symbioses and free-living systems. Pp. 518-538 in Newton, W.E.: Nyman, L.J. eds. Proc. 1st Internat. Symp. Nitrogen Fixation. Washington State U. Press, Pullman.

[1]Fortin, J.A. 1982. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. ENFOR Project P-198 (1981-1982). Environ. Can., Can. For. Serv. 90 pp.

[1]Fortin, J.A. 1981a. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. ENFOR Project P-78 (1979-1980). Environ. Can., Can. For. Serv. 261 pp.

[1]Fortin, J.A. 1981b. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. ENFOR Project P-78 (1980-1981). Environ. Can., Can. For. Serv. 63 pp.

[1]Fortin, A.; Chatarpaul, L.; Carlisle, A. The role of nitrogen fixation in intensive forestry in Canada. ENFOR Report re. Projects P-9, P-78 and P-198 (1979-1983). Part I. Environ. Can., Can. For. Serv. (In press).

[1]Fortin, J.A.; Lavallée, R.; Piché, Y. 1979. Forest utilisation for energy and the role of nitrogen fixation: a literature review. ENFOR Project P-9 Report. Environ. Can., Can. For. Serv. 166 pp.

[1]Fortin, J.A.; Perinet, P. 1981. Uses of nitrogen fixation and other root symbioses for biomass production. ENFOR Report P-78. Environ. Can., Can. For. Serv.: 63 pp.

[1]Fortin, J.A.; Piché, Y.; Godbout, C. 1983. Methods for synthesizing ectomycorrhizae and their effect on mycorrhizal development. (Int. Union Forest. Res. Org. Meetg., Edinburgh, Scotland: 18 pp.) New Phytol. (In press).

Giltrap, N.J. 1979. Experimental studies on the establishment and stability of ectomycorrhizas. Ph.D. Thesis. U. Sheffield, United Kingdom.

[2]Girard, I.; Godbout, C. 1980. (Sans titre). Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec: 90 pp.

[1]Godbout, C. 1983. Détermination et sélection des champignons ectomycorhiziens de l'Alnus crispa et du Populus tremuloides. Thèse de maîtrise. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

Godbout, C.; Fortin, J.A. 1982a. Les champignons ectomycorhiziens de l'Alnus crispa et du Populus tremuloides. 50e Congrès, Montréal. (Résumé).

[1]Godbout, C.; Fortin, J.A. 1983b. Optimal conditions for ectomycorrhiza formation on Populus tremuloides. Can. J. Bot. (submitted).

[1]Godbout, C.; Fortin, J.A. 1983. Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of Alnus crispa and A. rugosa. New Phytol. (In press).

Gordon, J.C.; Dawson, J.O. 1979. Potential uses of nitrogen-fixing trees and shrubs in commercial forestry. Bot. Gaz. 140., Suppl.: 588-590.

[2]Grandtner, M.M.; Lafond, A. 1958. Notes préliminaires sur les associations d'aulne de la région de Québec. Communication présentée à la Société de Biologie de Québec: 9 pp.

Inbal, I.; Feldman, M. 1982. The response of a hormonal mutant of common wheat to bacteria of the genus Azospirillum. Israel J. Bot. 31: 257-264.

[2]Jobidon, R. 1981a. Contribution à l'étude des composés allélopathiques du peuplier baumier. Thèse de maîtrise. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

[2]Jobidon, R. 1981b. Interférence allélopathique entre le peuplier baumier et l'aulne crispé. ACFAS 49e Congrès. Sherbrooke, Québec. (Résumé).

[2]Jobidon, R. 1981c. Allelopathic interference between balsam poplar and silky alder. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec. Thesis transl., 59 pp.

[2]Jobidon, R.; Thibault, J.R. 1981. Allelopathic effects of balsam poplar on green alder germination. Bull. Torrey Bot. Club. 108(4): 413-418.

[2]Jobidon, R.; Thibault, J.R. Allelopathic growth inhibition of nodulated and unnodulated Alnus crispa var. mollis Fern. seedlings by Populus balsamifera L. Amer. J. Bot. (In press).

Kapulnik, Y.; Sarig, S.; Nur, I.; Okon, Y.; Henis, Y. 1982. Effects of Azospirillum inoculation on growth and yield of corn. Israel J. Bot. 31: 247-255.

Knowles, R. 1965. The significance of non-symbiotic nitrogen fixation. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 29. 223 pp.

[3]Lalonde, M. 1981a. Frankia: an endophytic nitrogen-fixing bacterium. The Allen Lectures in Phytobacteriology. U. Wisconsin, USA.

[3]Lalonde, M. 1981b. Nitrogen-fixing Frankia actinorhizae. Invited paper, Symp. on Rhizobium and Frankia plant-root interactions in nitrogen fixation. Can. Soc. Microbiol., Ottawa Meetg.

[3]Lalonde, M.; Calvert, H.E. 1979. Production of Frankia hyphae and spores as an infective inoculant for Alnus species. Pp. 95-110 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Oregon State U., Corvallis, Oregon: 95-110.

[3]Lalonde, M.; Calvert, H.E.; Pine, S. 1981. Isolation and use of Frankia strains in actinorhizae formation. Pp. 296-299 in Gibson, A.H.; Newton, W.E. eds. Current perspectives in nitrogen fixation. Proc. Austral. Acad. Sci., Canberra: 296-299.

Molina, R. 1979. Pure culture synthesis and host specificity of red alder mycorrhizae. Can. J. Bot. 57: 1223-1228.

Molina, R. 1981. Ectomycorrhizal specificity in the genus Alnus. Can. J. Bot. 59: 325-334.

Mort, A.; Lalonde, M. 1981. 2-O-methyl-D-mannose, a key sugar in the taxonomy of Frankia. Plant Physiol. 4: 134.

[2]Nesme, X. Base génétique de la nodulation chez les plantes actinorhiziennes. Thèse de doctorat (en préparation). Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

[1]Normand, P. 1982. Isolement, caractérisation et évaluation de diverses souches de Frankia. Thèse de maîtrise. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

[1]Normand, P.; Fortin, J.A. 1981. Isolation d'une souche de Frankia d'aulne rugueux (Alnus rugosa (DuRoi) Spreng.). ACFAS. 49e Congrès Sherbrooke, Québec (Résumé).

[1]Normand, P.; Lalonde, M. 1982a. Isolation et évaluation de souches de Frankia sur l'Alnus crispa et l'Alnus rugosa.

[1]Normand, P.; Fortin, J.A. 1982b. Comparison of six surface sterilizing agents for aseptic germination of Alnus crispa (Fern.). Pursh. Can. J. Bot. 12(4): 1003-1005.

[1]Normand, P.; Lalonde, M. 1982. Evaluation of Frankia strains isolated from provenances of two Alnus species. Can. J. Microbiol. (In press).

[1]Normand, P.; Lalonde, M.; Fortin, J.A.; Chatarpaul, L. Isolation, characterization, and evaluation of Frankia strains. Environ. Can., Can. For. Serv., Petawawa Nat. For. Inst. Infor. Rep. PI-X-30.

[2]Perinet, P. 1982. Multiplication végétative in vitro de deux espèces d'aulne. Thèse de maîtrise. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

[2]Perinet, P.; Lalonde, M. In vitro propagation and nodulation of the actinorhizal host plant Alnus glutinosa (L.) Gaert. Plant Sci. (In press).

[3]Perinet, P.; Lalonde, M.; Fortin, J.A. 1981. Culture in vitro chez Alnus spp. cals, cellules en suspension et muliplication végétative. ACFAS. 49e Congrès. Sherbrooke, Québec (Résumé).

[2]Perradin, Y. 1981. Contribution à la connaissance photochimique de l'interférence allélopathique peuplier-aulne. ACFAS. 49e Congrès. Sherbrooke, Québec (Résumé).

Peterson, E.B. 1965. Inhibition of black spruce primary roots by water-soluble substances in Kalmia angustifolia. Forest Sci.: 473-479.

[2]Piché, Y.; Fortin, J.A. 1982. Development of mycorrhizae, extramatrical mycelium and sclerotia on Pinus strobus seedlings. New Phytol. 91: 211-220.

Postgate, J. 1978. Nitrogen fixation. Instit. of Biology's Studies of Biology: 92. Edward Arnold. 68 pp.

Quispel, A.; Burggraaf, A.J.P. 1981. Frankia, the diazotrophic endophyte from actinorhizas. Pp. 229-236 in Gibson, A.H.; Newton, W.E. eds. Current perspectives in nitrogen fixation. Proc. Austral. Acad. Sci. Canberra: 229-236.

Rice, E.L. 1968. Inhibition of nodulation of inoculated legumes by leaf leachates from pioneer plant species from abandoned fields. Bull. Torrey Bot. Club. 95: 346-358.

Rice, E.L. 1979a. Allelopathy -- an update. Bot. Rev. 45: 15-109.

Rice, E.L. 1979b. Inhibition of nodulation of inoculated legumes by leaf leachates from pioneer plant species from abandoned fields. Amer. J. Bot. 58: 368-371.

[2]Tardif, G. 1982. Revue bibliographique des problèmes pathologiques du genre Alnus. Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec. 92 pp.

[3]Thibault, J.R.; Fortin, J.A.; Smirnoff, W.A. 1982. In vitro allelopathic inhibition of nitrification by balsam poplar and balsam fir. Amer. J. Bot. (In press).

Tubbs, C.H. 1973. Allelopathic relationships between yellow birch and sugar maple seedlings. Forest Sci. 19: 139-145.

Younger, P.D.; Koch, R.G.; Kaputska, L.A. 1980. Allelochemic interference by quaking aspen leaf litter on selected herbaceous species. Forest Sci. 26: 429-434.

[1]Younger, P. Mechanism of the allelopathic interactions between alder and poplars. Ph.D. thesis (In preparation). Faculté de Foresterie, U. Laval, Québec.

ANNEXE I

ÉQUATIONS DE RÉGRESSION POUR LA BIOMASSE ET LA TENEUR EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS

Code

PH	=	Hybride de *Populus*
PT	=	*P. tremuloides*
PB	=	*P. balsamifera*
S	=	*Salix* spp.
PG	=	*Pinus banksiana*
AG	=	*Alnus glutinosa*
AR	=	*A. rugosa*
AC	=	*A. crispa*

Tableau (i). Biomasse (g)
$\log \hat{Y}$: a + b log (D^2H)[1]

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	92,18	18,7435	-2,04598	0,79674
PT	84,29	1,6332	-2,45038	0,81570
PB	78,36	5,6913	-2,11550	0,80719
S	71,38	8,3389	-2,02672	0,75518
PG	91,14	6,3767	-1,60083	0,74552
AG	96,05	8,035	-2,10940	0,80872
AR	70,80	9,341	-2,05398	0,78894
AC	78,05	6,935	-2,19191	0,85758
2. Tige + Branches				
PH	94,05	41,0976	-1,82382	0,83384
PT	95,30	2,3483	-2,54173	0,96041
PB	84,27	7,6397	-1,61057	0,74620
S	75,81	25,7974	-1,85492	0,83494
PG	96,45	3,5342	-2,17477	0,87357
AG	97,48	13,314	-2,32656	0,91943
AR	80,21	14,226	-1,89140	0,82296
AG	85,75	9,597	-2,21050	0,92835
3. Total				
PH	94,02	57,260	-1,61999	0,82208
PT	94,88	3,320	-2,25793	0,92210
PB	84,89	11,702	-1,42278	0,74844
S	75,57	33,443	-1,64264	0,81331
PG	94,51	9,366	-1,54271	0,79963
AG	97,28	20,437	-1,96328	0,87979
AR	79,92	21,267	-1,61803	0,80085
AC	83,92	16,007	-1,90849	0,90065

D = diamètre
H = hauteur

Tableau (ii). Teneur en azote (g x 10^{-2})
$\log \hat{Y}$: a + b log (D^2H)

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	85,55	22,9684	-1,84542	0,74089
PT	83,93	2,7920	-2,38162	0,85314
PB	80,41	9,0719	-2,39330	0,92487
S	65,67	14,1606	-1,86670	0,75401
PG	91,10	11,0411	-1,38033	0,74928
AG	94,45	25,421	-1,62124	0,79359
AR	68,73	24,390	-1,71083	0,79865
AC	78,63	16,431	-1,94774	0,88945
2. Tige + Branches				
PH	89,59	30,5115	-1,75638	0,76628
PT	94,34	2,8152	-2,61771	0,97549
PB	84,47	7,4384	-1,71566	0,76824
S	65,57	17,8270	-1,69945	0,73993
PG	94,05	3,3819	-2,29084	0,86488
AG	95,62	19,291	-2,00014	0,85570
AR	78,23	20,615	-1,57676	0,78347
AC	95,74	13,112	-2,08162	0,92934
3. Total				
PH	89,38	50,0809	-1,49228	0,75598
PT	93,05	4,6113	-2,23605	0,93138
PB	84,14	14,2427	-1,66125	0,82520
S	67,07	31,0162	-1,46458	0,74506
PG	92,32	14,0517	-1,35547	0,77664
AG	95,65	41,199	-1,47588	0,81913
AR	77,95	39,098	-1,28066	0,77869
AC	83,29	28,406	-1,70394	0,90766

Tableau (iii). Teneur en phosphore (g x 10^{-6})
$\log \hat{Y}$: a + b log (D^2H)

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	86,90	27,704	0,71708	1,17497
PT	80,94	3,400	0,30472	1,26334
PB	81,70	8,280	0,07402	1,41793
S	52,09	17,120	1,18473	0,99107
PG	89,60	11,815	1,31080	1,14000
AG	85,05	26,037	0,82663	0,19063
AR	70,61	14,644	0,64375	1,23945
AC	76,56	9,925	0,53452	1,29766
2. Tige + Branches				
PH	88,78	37,572	1,09154	1,12399
PT	93,37	3,056	-0,10282	1,48677
PB	88,72	7,261	0,70260	1,25152
S	69,36	20,821	0,94670	1,14126
PG	93,82	4,610	0,67865	1,25657
AG	95,13	16,159	0,65209	1,27106
AR	79,47	17,434	1,04215	1,18299
AC	86,08	9,520	0,64835	1,31167
3. Total				
PH	89,56	60,137	1,25032	1,14152
PT	92,56	5,264	0,33640	1,40898
PB	87,76	13,827	0,82053	1,29448
S	64,10	36,538	1,37669	1,06991
PG	92,01	15,455	1,38722	1,17612
AG	91,87	39,738	1,04004	1,23304
AR	80,92	27,070	1,23505	1,18955
AC	83,83	18,155	0,91647	1,30061

Tableau (iv). Teneur en magnésium (g x 10^{-6})
$\log \hat{Y}$: a + b log (D^2H)

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	77,26	116,929	1,48122	1,08971
PT	74,25	4,707	0,78859	1,11942
PB	74,22	16,333	1,76478	0,94415
S	71,72	36,502	0,87064	1,24132
PG	88,03	8,608	1,18688	1,12291
AG	87,14	47,117	0,29320	1,42374
AR	59,03	22,761	0,42304	1,31607
AC	67,71	20,061	0,83125	1,25678
2. Tige + Branches				
PH	85,71	70,875	1,45084	1,08276
PT	94,42	2,498	-0,02129	1,44630
PB	81,02	9,282	1,20632	1,07098
S	73,42	29,53	0,73566	1,26059
PG	94,91	4,547	0,49332	1,33041
AG	95,19	16,209	0,17205	1,40761
AR	79,87	10,225	0,73999	1,20560
AC	83,61	11,722	0,53078	1,31[illegible]
3. Total				
PH	82,59	179,049	1,78463	1,08381
PT	91,01	5,864	0,62200	1,31311
PB	79,24	23,593	1,89022	0,97748
S	74,25	61,898	1,19175	1,22564
PG	92,39	12,284	1,21454	1,20347
AG	91,21	60,538	0,53491	1,41926
AR	73,48	27,151	1,04339	1,21249
AC	76,37	31,671	1,02579	1,27572

Tableau (v). Teneur en calcium (g x 10^{-6})
log Y: a + b log (D^2H)

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	83,05	248,073	2,20763	0,72746
PT	82,69	21,271	1,88783	0,75515
PB	72,58	40,228	2,67665	0,57527
S	65,00	138,213	2,24871	0,72641
PG	84,98	17,779	2,27918	0,61505
AG	93,58	108,901	1,34864	0,91803
AR	67,80	79,182	1,48054	0,86372
AC	78,30	62,496	1,73718	0,86406
2. Tige + Branches				
PH	90,99	148,067	2,24686	0,71441
PT	91,57	22,391	1,02149	1,02358
PB	55,45	81,451	2,80001	0,56848
S	67,14	163,816	2,23850	0,74932
PG	93,25	5,576	1,03773	0,83145
AG	92,05	118,667	1,34216	0,91477
AR	74,64	85,727	1,63463	0,85861
AC	81,51	63,611	1,39394	0,95844
3. Total				
PH	88,12	373,165	2,53647	0,72028
PT	91,92	36,200	1,69439	0,91250
PB	63,25	115,483	3,15021	0,54664
S	67,50	290,122	2,59001	0,72907
PG	88,84	22,500	2,20929	0,67221
AG	93,45	216,266	1,64977	0,91627
AR	78,43	132,333	1,96710	0,84027
AC	82,46	115,127	1,89561	0,90581

Tableau (vi). Teneur en potassium (g x 10^{-6})
log Y: a + b log (DH)

Espèces	R^2(%)	Sy	a	b
1. Feuilles				
PH	84,66	223,164	0,76751	1,38705
PT	77,99	11,474	0,86154	1,23769
PB	79,62	35,085	0,42474	1,49263
S	62,50	109,732	1,27001	1,22819
PG	88,41	29,721	1,36144	1,24007
AG	89,03	46,283	1,21700	1,17837
AR	62,98	62,617	0,59003	1,41130
AC	80,33	23,338	0,75524	1,36523
2. Tige + Branches				
PH	89,82	169,921	1,74699	1,13156
PT	95,90	6,591	0,66890	1,38382
PB	90,04	18,643	1,35992	1,18533
S	72,87	96,176	1,08508	1,30513
PG	93,66	16,657	1,03377	1,31912
AG	95,75	28,754	0,83521	1,29984
AR	82,22	31,561	1,19801	1,22692
AC	86,15	19,679	0,87511	1,34045
3. Total				
PH	89,50	350,049	1,66650	1,23289
PT	94,33	12,947	1,05028	1,32700
PB	90,08	39,773	1,34440	1,29369
S	70,54	193,064	1,48991	1,26621
PG	91,66	43,803	1,53262	1,26962
AG	94,59	62,606	1,38940	1,22159
AR	80,30	70,725	1,31684	1,28566
AC	85,68	38,990	1,14033	1,34714

ANNEXE II

BIOMASSE DES ARBRES À SAINT-LAMBERT, VILLEROY, SAINT-LOUIS ET AMOS

Codes des arbres:

PH	=	Hybride de *Populus*
PT	=	*P. tremuloides*
PB	=	*P. balsamifera*
S	=	*Salix* spp.
PG	=	*Pinus bankisana*
AR	=	*A. rugosa*
AC	=	*A. crispa*
AG	=	*Alnus glutinosa*

Tableau (i). Biomasse de la tige, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne (entre parenthèses), à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	231(38,8)	174(27,2)	422(32,0)	102(17,1)
PT	12(2,6)	14(3,0)	4(0,7)	
PB	15(2,0)	33(4,6)		
S	72(10,1)	25(4,5)	79(8,3)	54(6,4)
PG			50(4,4)	7(0,6)
PH-AR	90(16,8)	187(59,6)	236(32,8)	
PH-AC	227(71,8)	232(89,6)	290(59,7)	81(10,5)
PT-AR	31(6,9)	25(4,4)	26(9,3)	
PT-AC	14(3,7)	32(8,3)	24(8,2)	
PB-AG	107(40,4)	65(10,2)		
S-AR	86(15,2)	30(4,0)	52(6,1)	
S-AC	110(45,9)	38(5,9)	69(10,7)	52(6,1)
PG-AR			41(3,5)	
PG-AC			61(6,2)	17(1,8)
AG	540(210)	62(12,1)		
AR	31(3,2)	42(4,9)	37(2,3)	
AC	24(5,5)	38(7,7)	57(9,7)	28(2,3)

Tableau (ii). Biomasse des feuilles, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne (entre parenthèses), à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	87(13,5)	67(9,6)	158(11,3)	40(6,0)
PT	4(0,6)	4(0,7)	1.5(0,19)	
PB	8(1,3)	20(3,2)		
S	21(2,4)	8(1,2)	23(2,0)	16(1,6)
PG			48(3,4)	9(0,6)
PH-AR	36(5,9)	70(18,5)	90(10,5)	
PH-AC	81(19,1)	81(22,1)	105(16,3)	33(3,4)
PT-AR	13(2,8)	10(1,6)	12(3,8)	
PT-AC	6(1,3)	14(3,2)	12(3,8)	
PB-AG	48(15,5)	37(6,0)		
S-AR	27(3,9)	12(1,5)	19(1,9)	
S-AC	30(8,0)	17(2,5)	23(2,7)	17(1,5)
PG-AR			32(2,6)	
PG-AC			45(4,4)	12(0,8)
AG	190(51)	30(4,5)		
AR	15(1,5)	20(2,2)	18(1,1)	
AC	13(2,5)	19(3,3)	28(4,0)	15(1,1)

Tableau (iii). Biomasse de la partie épigée, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	319(52,2)	241(36,8)	582(43,3)	142(23,0)
PT	17(3,2)	19(3,6)	6(0,9)	
PB	24(3,2)	52(7,4)		
S	93(12,5)	33(5,7)	102(10,3)	70(7,9)
PG			97(7,5)	16(1,3)
PH-AR	126(22,2)	255(75,3)	325(42,5)	
PH-AC	306(87,1)	310(105,9)	393(73,6)	114(13,5)
PT-AR	45(9,7)	37(6,1)	38(13,3)	
PT-AC	20(5,0)	46(11,4)	37(12,0)	
PB-AG	154(53,4)	101(15,4)		
S-AR	113(18,5)	43(5,5)	71(8,0)	
S-AC	137(49,2)	55(8,3)	92(13,0)	69(7,4)
PG-AR			73(5,7)	
PG-AC			105(10,3)	28(2,4)
AG	720(242)	92(16,4)		
AR	47(4,6)	63(7,0)	56(3,4)	
AC	36(7,9)	57(10,9)	85(13,5)	43(3,4)

Tableau (iv). Biomasse des tiges, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	3210(539)	2410(378)	5870(445)	1410(237)
PT	170(37)	200(41)	56(10,0)	
PB	210(28)	460(65)		
S	1010(140)	350(63)	1100(116)	750(89)
PG			690(61)	95(8,8)
PH-AR	1240(234)	2590(827)	3280(456)	
PH-AC	3160(997)	3200(1240)	4030(829)	1130(145)
PT-AR	430(95)	350(61)	360(129)	
PT-AC	190(52)	440(115)	340(114)	
PB-AG	1490(562)	900(142)		
S-AR	1190(212)	420(55)	720(85)	
S-AC	1530(638)	530(82)	950(149)	720(85)
PG-AR			570(49)	
PG-AC			840(87)	230(25)
AG	7560(2916)	860(168)		
AR	430(44)	590(69)	520(33)	
AC	330(77)	530(107)	800(134)	400(32)

Tableau (v). Biomasse des feuilles, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1210(188)	930(134)	2200(156)	550(84)
PT	50(8)	60(9)	21(2,7)	
PB	120(18)	270(44)		
S	280(34)	110(17)	310(28)	220(22)
PG			660(47)	121(8,8)
PH-AR	500(81)	980(257)	1250(146)	
PH-AC	1130(265)	1100(310)	1460(227)	450(47)
PT-AR	180(39)	150(23)	160(53)	
PT-AC	80(18)	190(45)	170(53)	
PB-AG	670(215)	520(83)		
S-AR	380(54)	170(21)	260(27)	
S-AC	410(111)	230(34)	320(38)	240(21)
PG-AR			440(36)	
PG-AC			620(61)	160(11)
AG	2620(707)	410(63)		
AR	210(21)	280(31)	250(15)	
AC	170(34)	270(46)	390(56)	210(15)

Tableau (vi). Biomasse totale des parties épigées, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	4430(725)	3350(512)	8080(601)	1970(320)
PT	230(45)	260(50)	78(12,7)	
PB	330(44)	720(102)		
S	1300(174)	460(80)	1420(143)	970(110)
PG			1340(105)	217(17,6)
PH-AR	1750(309)	3550(1046)	4520(591)	
PH-AC	4250(1210)	4300(1470)	5460(1022)	1580(188)
PT-AR	620(135)	510(85)	530(185)	
PT-AC	270(70)	640(159)	510(167)	
PB-AG	2140(741)	1400(214)		
S-AR	1570(258)	600(76)	990(111)	
S-AC	1910(684)	760(115)	1270(180)	960(102)
PG-AR			1010(80)	
PG-AC			1460(143)	390(33)
AG	9930(3360)	1270(227)		
AR	650(64)	880(98)	780(47)	
AC	510(110)	790(151)	1180(188)	600(47)

Tableau (vii). Biomasse totale de la partie épigée des peupliers hybrides, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	319(52,2) BC[1]	241(36,8) BC	582(43,3) A	142(23,0) E
PH-AR	221(50,0) CD	479(149,1) AB	490(53,3) A	
PH-AC	437(69,4) AB	395(49,3) AB	563(50,0) A	188(27,7) DE

[1]Test t par paires BMDP 3V. Lorsque les lettres sont les mêmes, il n'y a aucune différence significative à P = 0,05.

Tableau (viii). Biomasse totale de la partie épigée de Populus tremuloides, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
PT	17(3,2) AB	19(3,6) AB	6(0,9) C
PT-AR	23(7,2) AB	29(9,6) A	5(1,1) C
PT-AC	14(4,3) B	21(5,9) AB	5(1,2) C

Tableau (ix). Biomasse totale de la partie épigée de Populus balsamifera, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy
PB	24(3,2) B	52(7,4) A
PB-AG	19(2,4) B	110(30,0) A

Tableau (x). Biomasse totale de la partie épigée de Salix alba, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
S	93(12,5) AB	33(5,7) C	102(10,3) A	70(7,9) ABC
S-AR	178(47,0) A	43(10,7) BC	96(20,1) A	
S-AC	140(31,0) A	39,3(8,2) BC	101(12,7) A	119(21,2) A

Tableau (xi). Biomasse totale de la partie épigée de Pinus banksiana, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Louis	Amos
PG	97(7,5) A	16(1,3) B
PG-AR	92(11,9) A	
PG-AC	91(6,7) A	15(1,2) B

Tableau (xii). Biomasse totale de la partie épigée d'Alnus glutinosa, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy
AG	720(242) A	92(16,4) B
AG-PB	380(182) A	91(14,6) B

Tableau (xiii). Biomasse totale de la partie épigée d'Alnus rugosa, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
AR	47(4,6) B	63(7,0) B	56(3,4) B
AR-PH	45(6,7) B	56(11,8) B	77(6,8) A
AR-PT	57(11,4) B	37(4,2) B	53(6,0) B
AR-S	59(9,2) B	42(5,3) B	53(5,8) B
AR-PG			53(4,2) B

Tableau (xiv). Biomasse totale de la partie épigée d'*Alnus cripsa*, en g/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
AC	36(7,9) CD	57(10,9) BC	85(13,5) AB
AC-PH	54(11,4) BC	45(10,6) CD	83(12,1) AB
AC-PT	28(10,6) D	73(23,7) ABC	60(16,4) BC
AC-S	67(45,8) ABC	67(13,7) ABC	71(17,4) ABC
AC-PG			121(25,5) A

ANNEXE III

TENEUR EN ÉLÉMENTS NUTRITIFS DES ARBRES DANS LES PARCELLES DE SAINT-LAMBERT, DE VILLEROY ET D'AMOS

Tree Codes

PH	=	Hybride de *Populus*
PT	=	*P. tremuloides*
PB	=	*P. balsamifera*
S	=	*Salix* spp.
PG	=	*Pinus banksiana*
AG	=	*Alnus glutinosa*
AR	=	*A. rugosa*
AC	=	*A. crispa*

Tableau (i). Teneur en azote de la tige, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	117(16,9)	90(12,2)	210(14,2)	54(7,6)
PT	12(2,6)	14(3,0)	4(0,7)	
PB	15(2,0)	33(4,8)		
S	37(4,3)	14(2,1)	41(3,6)	28(2,7)
PG			35(3,0)	5(0,4)
PH-AR	61(7,7)	106(20,1)	132(10,6)	
PH-AC	117(21,3)	115(24,2)	155(18,1)	55(5,1)
PT-AR	42(10,7)	34(6,8)	40(20,0)	
PT-AC	17(4,9)	41(12,1)	35(14,9)	
PB-AG	110(40)	69(10,9)		
S-AR	60(8,0)	32(4,4)	44(4,7)	
S-AC	62(17,1)	41(7,0)	51(6,4)	36(3,2)
PG-AR			42(4,0)	
PG-AC			62(6,9)	21(2,9)
AG	470(147)	64(10,9)		
AR	43(4,2)	58(6,3)	52(3,1)	
AC	32(7,5)	52(10,5)	78(13,2)	39(3,2)

Tableau (ii). Teneur en azote des feuilles, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	70(9,5)	55(7,0)	124(8,0)	33(4,4)
PT	7(1,1)	7(1,2)	2(0,3)	
PB	13(2,6)	36(7,7)		
S	29(3,5)	11(1,7)	32(2,9)	22(2,2)
PG			82(5,9)	15(1,1)
PH-AR	42(5,1)	70(12,1)	87(6,1)	
PH-AC	74(10,6)	70(11,2)	100(9,2)	39(3,2)
PT-AR	32(8,6)	25(4,9)	32(15,5)	
PT-AC	13(3,5)	32(9,7)	32(13,9)	
PB-AG	140(70)	94(19,9)		
S-AR	50(6,9)	26(3,9)	37(4,1)	
S-AC	49(12,3)	37(6,7)	43(5,1)	31(2,7)
PG-AR			60(4,6)	
PG-AC			89(8,5)	24(1,8)
AG	470(121)	78(11,4)		
AR	37(3,7)	50(5,5)	44(2,7)	
AC	30(6,3)	46(8,7)	69(10,7)	36(2,7)

Tableau (iii). **Teneur en azote de la partie épigée totale, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981**

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	189(26,7)	147(19,4)	338(22,4)	88(12,1)
PT	19(3,8)	22(4,3)	6(1,1)	
PB	28(4,4)	67(11,3)		
S	67(7,8)	26(3,9)	74(6,5)	51(5,0)
PG			117(8,7)	20(1,5)
PH-AR	105(12,8)	177(31,9)	222(16,6)	
PH-AC	193(31,4)	186(34,5)	256(26,9)	95(8,3)
PT-AR	75(19,6)	61(12,0)	75(37,0)	
PT-AC	30(8,5)	74(21,8)	67(28,8)	
PB-AG	240(100)	158(27,6)		
S-AR	111(14,9)	59(8,4)	83(8,9)	
S-AC	111(29,2)	78(13,6)	94(11,5)	68(6,0)
PG-AR			102(7,6)	
PG-AC			151(14,5)	44(4,0)
AG	940(262)	144(22,4)		
AR	81(7,8)	109(11,7)	98(5,7)	
AC	63(13,9)	98(19,1)	147(23,7)	75(5,9)

Tableau (iv). Teneur en azote des tiges, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	16,3(2,35)	12,6(1,69)	29,1(1,97)	7,5(1,06)
PT	1,7(0,37)	1,9(0,42)	0,53(0,098)	
PB	2,0(0,28)	4,5(0,67)		
S	5,1(0,59)	2,0(0,30)	5,6(0,50)	3,9(0,38)
PG			4,8(0,42)	0,67(0,062)
PH-AR	8,4(1,07)	14,7(2,80)	18,4(1,47)	
PH-AC	16,3(2.96)	15,9(3,36)	21,5(2,51)	7,6(0,71)
PT-AR	5,8(1,48)	4,7(0,94)	5,6(2,77)	
PT-AC	2,3(0,68)	5,6(1,68)	4,8(2,06)	
PB-AG	15(5,5)	9,5(1,51)		
S-AR	8,3(1,11)	4,4(0,61)	6,1(0,65)	
S-AC	8,6(2,38)	5,7(0,98)	7,1(0,89)	5,1(0,45)
PG-AR			5,8(0,55)	
PG-AC			8,6(0,96)	2,9(0,41)
AG	65(20,4)	8,9(1,51)		
AR	6,0(0,58)	8,1(0,87)	7,2(0,43)	
AC	4,5(1,05)	7,2(1,46)	10,8(1,83)	5,4(0,44)

Tableau (v). Teneur en azote des feuilles, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	9,7(1,32)	7,6(0,97)	17,2(1,11)	4,6(0,60)
PT	0,9(0,15)	1,0(0,17)	0,33(0,046)	
PB	1,9(0,36)	5,0(1,06)		
S	4,1(0,48)	1,6(0,24)	4,5(0,40)	3,1(0,31)
PG			11,5(0,82)	2,07(0,15)
PH-AR	5,9(0.70)	9,7(1,68)	12,0(0,84)	
PH-AC	10,3(1,47)	9,8(1,56)	13,8(1,28)	5,4(0,45)
PT-AR	4,5(1,20)	3,4(0,68)	4,4(2,16)	
PT-AC	1,8(0,48)	4,5(1,35)	4,4(1,93)	
PB-AG	19(9,7)	13,1(2,76)		
S-AR	6,9(0,95)	3,7(0,55)	5,1(0,57)	
S-AC	6,8(1,71)	5,1(0,93)	5,9(0,71)	4,4(0,38)
PG-AR			8,4(0,64)	
PG-AC			12,3(1,18)	3,3(0,26)
AG	65(16,8)	10,8(1,58)		
AR	5,1(0,51)	6,9(0,77)	6,2(0,37)	
AC	4,1(0,88)	6,5(1,20)	9,6(1,48)	4,9(0,38)

Tableau (vi). Teneur en azote des parties épigées totales, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1981

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	26,3(3,71)	20,4(2,69)	46,9(3,11)	12,3(1,68)
PT	2,6(0,53)	3,0(0,59)	0,88(0,148)	
PB	3,9(0,62)	9,3(1,57)		
S	9,3(1,09)	3,6(0,54)	10,2(0,91)	7,1(0,70)
PG			16,2(1,21)	2,75(0,214)
PH-AR	14,6(1,78)	24,6(4,43)	30,8(2,30)	
PH-AC	26,8(4,36)	25,8(4,79)	35,6(3,73)	13,1(1,15)
PT-AR	10,5(2,72)	8,4(1,67)	10,4(5,14)	
PT-AC	4,1(1,17)	10,3(3,03)	9,3(4,00)	
PB-AG	34(13,9)	21,9(3,84)		
S-AR	15,3(2,06)	8,2(1,17)	11,5(1,23)	
S-AC	15,4(4,06)	10,8(1,89)	13,1(1,60)	9,5(0,83)
PG-AR			14,2(1,05)	
PG-AC			20,9(2,02)	6,1(0,55)
AG	130(36,4)	19,9(3,11)		
AR	11,3(1,08)	15,2(1,62)	13,6(0,80)	
AC	8,7(1,92)	13,6(2,65)	20,4(3,29)	10,4(0,82)

Tableau (vii). Teneur en phosphore des la tige, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	136(17,8)	109(14,2)	252(16,4)	61(8,2)
PT	14(3,1)	17(4,2)	4,6(0,95)	
PB	17(2,7)	41(7,3)		
S	45(5,3)	18(2,9)	55(4,9)	33(3,3)
PG			44(3,6)	7,2(0,64)
PH-AR	65(8,3)	120(25,6)	150(13,3)	
PH-AC	132(28,1)	138(36,3)	173(23,9)	54(5,3)
PT-AR	38(8,9)	31(6,0)	39(19,0)	
PT-AC	14(3,8)	33(8,9)	27(9,3)	
PB-AG	82(25,9)	71(12,4)		
S-AR	62(8,3)	31(4,0)	48(5,0)	
S-AC	66(19,8)	36(5,5)	53(6,7)	36(3,4)
PG-AR			44(3,7)	
PG-AC			58(5,5)	17(1,6)
AG	350(100)	53(8,7)		
AR	37(3,5)	49(5,2)	46(2,7)	
AC	25(5,5)	40(8,3)	55(8,2)	28(2,2)

Tableau (viii). Teneur en phosphore des feuilles, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	90(12,7)	72(10,0)	169(11,6)	39(5,8)
PT	7(1,2)	8(1,5)	2,8(0,41)	
PB	13(2,6)	35(8,3)		
S	24(2,3)	11(1,4)	29(2,1)	18(1,5)
PG			79(5,6)	15,1(1,15)
PH-AR	41(5,7)	80(19,2)	99(9,5)	
PH-AC	86(17,6)	89(22,2)	114(15,3)	35(3,4)
PT-AR	20(4,2)	16(2,5)	19(6,4)	
PT-AC	9(1,9)	20(4,5)	17(4,8)	
PB-AG	66(23,3)	65(13,5)		
S-AR	33(4,0)	18(2,0)	26(2,5)	
S-AC	36(9,1)	23(3,4)	31(3,5)	21(1,7)
PG-AR			52(4,5)	
PG-AC			71(7,6)	17(1,2)
AG	240(58)	42(6,1)		
AR	22(2,2)	30(3,4)	28(1,7)	
AC	17(3,7)	28(5,6)	38(5,6)	19(1,5)

Tableau (ix). Teneur en phosphore de la partie épigée totale, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	228(30,7)	183(24,5)	426(28,2)	102(14,1)
PT	22(4,3)	26(5,8)	7,6(1,40)	
PB	29(5,2)	75(14,4)		
S	69(7,4)	29(4,2)	85(6,9)	52(4,7)
PG			124(9,2)	22,4(1,80)
PH-AR	108(14,1)	202(44,1)	252(22,8)	
PH-AC	220(46,0)	230(58,7)	290(39,4)	91(8,8)
PT-AR	60(13,2)	48(8,6)	60(25,0)	
PT-AC	24(5,8)	54(13,5)	44(14,1)	
PB-AG	148(47,3)	133(24,1)		
S-AR	95(12,0)	49,3(6,0)	75(7,4)	
S-AC	102(28,1)	60(8,8)	85(10,1)	58(5,0)
PG-AR			96(7,3)	
PG-AC			129(12,3)	34(?,6)
AG	590(156)	96(14,8)		
AR	60(5,8)	81(8,5)	76(4,5)	
AC	42(9,3)	69(13,8)	94(13,8)	48(3,7)

Tableau (x). Teneur en phosphore des tiges, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1,88(0,248)	1,52(0,198)	3,50(0,227)	0,85(0,114)
PT	0,19(0,042)	0,23(0,058)	0,063(0,0132)	
PB	0,23(0,038)	0,57(0,102)		
S	0,63(0,074)	0,25(0,040)	0,77(0,068)	0,46(0,046)
PG			0,62(0,050)	0,100(0,0089)
PH-AR	0,90(0,116)	1,67(0,356)	2,09(0,185)	
PH-AC	1,84(0,391)	1,93(0,504)	2,40(0,331)	0,76(0,074)
PT-AR	0,52(0,123)	0,43(0,083)	0,55(0,264)	
PT-AC	0,20(0,053)	0,46(0,123)	0,37(0,129)	
PB-AG	1,14(0,359)	0,99(0,172)		
S-AR	0,86(0,116)	0,43(0,056)	0,66(0,069)	
S-AC	0,92(0,276)	0,50(0,076)	0,74(0,093)	0,50(0,048)
PG-AR			0,62(0,051)	
PG-AC			0,80(0,076)	0,23(0,023)
AG	4,9(1,39)	0,73(0,121)		
AR	0,51(0,049)	0,68(0,072)	0,65(0,038)	
AC	1,34(0,076)	0,56(0,115)	0,77(0,114)	0,39(0,030)

Tableau (xi). Teneur en phosphore des feuilles, en kg h^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1,24(0,176)	0,99(0,139)	2,35(0,162)	0,55(0,080)
PT	0,10(0,016)	0,12(0,021)	0,039(0,0057)	
PB	0.17(0,037)	0,49(0,115)		
S	0,33(0,032)	0,15(0,019)	0,40(0,030)	0,26(0,020)
PG			1,10(0,078)	0,209(0,0160)
PH-AR	0,57(0,080)	1,12(0,266)	1,37(0,132)	
PH-AC	1,19(0,245)	1,24(0,309)	1,59(0,212)	0,49(0,047)
PT-AR	0,28(0,058)	0,22(0,035)	0,27(0,090)	
PT-AC	0,12(0,027)	0,28(0,063)	0,23(0,067)	
PB-AG	0,92(0,323)	0,90(0,188)		
S-AR	0,46(0,055)	0,25(0,028)	0,37(0,035)	
S-AC	0,55(0,126)	0,33(0,047)	0,43(0,049)	0,29(0,023)
PG-AR			0,72(0,063)	
PG-AC			0,99(0,105)	0,24(0,017)
AG	3,35(0,809)	0,58(0,085)		
AR	0,31(0,031)	0,42(0,047)	0,39(0,024)	
AC	0,24(0,052)	0,39(0,078)	0,53(0,077)	0,27(0,021)

Tableau (xii). Teneur en phosphore des parties épigées totales, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	3,17(0,427)	2,54(0,340)	5,91(0,392)	1,42(0,196)
PT	0,30(0,060)	0,36(0,080)	0,105(0,0194)	
PB	0,41(.072)	1,04(0,200)		
S	0,96(0,103)	0,40(0,058)	1,17(0,095)	0,72(0,065)
PG			1,72(0,128)	0,311(0,0249)
PH-AR	1,49(0,195)	2,81(0,613)	3,50(0,317)	
PH-AC	3,06(0,639)	3,20(0,816)	4,03(0,547)	1,26(0,122)
PT-AR	0,83(0,183)	0,67(0,119)	0,83(0,347)	
PT-AC	0,33(0,081)	0,75(0,188)	0,61(0,196)	
PB-AG	2,05(0,657)	1,85(0,334)		
S-AR	1,32(0,167)	0,69(0,083)	1,04(0,102)	
S-AC	1,42(0,390)	0,83(0,123)	1,18(0,141)	0,80(0,069)
PG-AR			1,34(0,101)	
PG-AC			1,79(0,171)	0,47(0,036)
AG	8,3(2,17)	1,33(0,206)		
AR	0,84(0,081)	1,12(0,118)	1,06(0,063)	
AC	0,59(0,129)	0,95(0,192)	1,30(0,191)	0,66(0,051)

Tableau (xiii). Teneur en magnésium de la tige, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	216(26,8)	176(21,5)	396(24,5)	100(12,5)
PT	12(2,6)	15(3,5)	4,2(0,83)	
PB	15(2,0)	32(4,4)		
S	71(9,8)	26(4,9)	89(9,1)	52(6,1)
PG			51(4,5)	7,5(0,73)
PH-AR	93(19,1)	190(68,0)	235(36,6)	
PH-AC	226(74,6)	251(107,9)	281(60,1)	82(10,7)
PT-AR	24(4,7)	20(3,3)	21(6,7)	
PT-AC	12(3,0)	27(6,7)	20(6,2)	
PB-AG	83(26,7)	57(8,5)		
S-AR	76(14,5)	26(3,4)	49(6,3)	
S-AC	103(43,7)	35(5,3)	70(11,3)	48(5,9)
PG-AR			38(3,3)	
PG-AC			55(5,4)	14(1,4)
AG	450(171)	52(10,5)		
AR	22(2,1)	29(3,1)	27(1,6)	
AC	20(4,4)	32(6,6)	44(6,6)	22(1,7)

Tableau (xiv). Teneur en magnésium des feuilles, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	246(38,8)	200(24,7)	453(28,3)	114(14,4)
PT	8(1,1)	9(1,3)	3,5(0,41)	
PB	23(2,5)	45(5,0)		
S	84(11,2)	30(5,7)	104(10,4)	61(7,0)
PG			52(3,7)	10,2(0,76)
PH-AR	109(25,2)	234(97,3)	274(45,5)	
PH-AC	244(69,3)	265(95,4)	309(58,1)	91(10,5)
PT-AR	21(3,8)	16(2,1)	18(4,4)	
PT-AC	12(2,3)	26(5,7)	23(6,4)	
PB-AG	123(37,0)	77(10,3)		
S-AR	90(18,4)	29(4,0)	57(7,8)	
S-AC	114(41,4)	43(6,3)	81(11,9)	57(6,3)
PG-AR			40(3,1)	
PG-AC			63(5,5)	18(1,4)
AG	700(275)	79(16,2)		
AR	23(2,5)	32(4,0)	29(2,0)	
AC	25(5,2)	40(7,6)	55(7,6)	29(2,1)

Tableau (xv). Teneur en magnésium de la partie épigée totale, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	471(58,3)	382(46,9)	863(53,5)	218(27,2)
PT	21(3,7)	25(4,8)	7,9(1,26)	
PB	39(4,4)	77(9,1)	106(13,4)	
S	155(20,3)	57(10,4)	191(18,8)	113(12,6)
PG			102(7,8)	17,8(1,48)
PH-AR	202(42,5)	417(152,8)	513(81,5)	
PH-AC	475(143,6)	520(201,6)	597(118,7)	176(21,2)
PT-AR	46(8,7)	38(5,6)	40(11,6)	
PT-AC	24(5,5)	55(12,6)	45(13,1)	
PB-AG	108(63,5)	133(18,3)		
S-AR	164(31,2)	56(7,1)	106(13,4)	
S-AC	215(81,2)	79(11,5)	151(22,7)	104(11,9)
PG-AR			77(6,1)	
PG-AC			118(10,7)	33(2,8)
AG	1170(454)	132(27,1)		
AR	46(4,5)	62(6,7)	58(3,5)	
AC	45(9,6)	73(14,2)	100(14,1)	51(3,8)

Tableau (xvi). Teneur en magnésium des tiges, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	3,00(0,372)	2,44(0,299)	5,51(0,341)	1,39(0,174)
PT	0,17(0,036)	0,21(0,049)	0,059(0,0115)	
PB	0,21(0,027)	0,45(0,061)		
S	0,99(0,136)	0,36(0,068)	1,23(0,126)	0,72(0,084)
PG			0,71(0,063)	0,104(0,0101)
PH-AR	1,29(0,265)	2,64(0,944)	3,26(0,508)	
PH-AC	3,14(1,036)	3,48(1,498)	3,90(0,835)	1,14(0,148)
PT-AR	0,33(0,066)	0,28(0,046)	0,29(0,094)	
PT-AC	0,17(0,042)	0,37(0,093)	0,28(0,086)	
PB-AG	1,15(0,370)	0,79(0,118)		
S-AR	1,06(0,201)	0,36(0,047)	0,68(0,088)	
S-AC	1,43(0,607)	0,48(0,074)	0,97(0,157)	0,66(0,082)
PG-AR			0,52(0,045)	
PG-AC			0,76(0,075)	0,20(0,019)
AG	6,3(2,37)	0,72(0,146)		
AR	0,30(0,029)	0,40(0,044)	0,38(0,023)	
AC	0,27(0,061)	0,44(0,092)	0,61(0,092)	0,31(0,024)

Tableau (xvii). Teneur en magnésium des feuilles, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	3,42(0,428)	2,78(0,344)	6,29(0,393)	1,58(0,199)
PT	0,11(0,015)	0,13(0,018)	0,048(0,0057)	
PB	0,32(0,035)	0,62(0,070)		
S	1,16(0,155)	0,42(0,079)	1,44(0,144)	0,84(0,097)
PG			0,73(0,051)	0,142(0,0106)
PH-AR	1,51(0,350)	3,25(1,352)	3,80(0,631)	
PH-AC	3,39(0,962)	3,68(1,325)	4,29(0,807)	1,27(0,146)
PT-AR	0,29(0,053)	0,22(0,030)	0,25(0,061)	
PT-AC	0,16(0,032)	0,36(0,078)	0,33(0,089)	
PB-AG	1,71(0,514)	1,07(0,143)		
S-AR	1,24(0,256)	0,40(0,055)	0,79(0,109)	
S-AC	1,58(0,575)	0,60(0,087)	1,13(0,165)	0,78(0,088)
PG-AR			0,55(0,042)	
PG-AC			0,87(0,076)	0,26(0,020)
AG	9,7(3,82)	1,09(0,225)		
AR	0,32(0,035)	0,45(0,055)	0,41(0,028)	
AC	0,35(0,072)	0,56(0,106)	0,76(0,105)	0,40(0,029)

Tableau (xviii). Teneur en magnésium des parties épigées, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	6,54(0,810)	5,31(0,651)	11,99(0,743)	3,02(0,378)
PT	0,30(0,052)	0,35(0,066)	0,110(0,0176)	
PB	0,54(0,061)	1,07(0,126)	1,47(0,187)	
S	2,15(0,281)	0,79(0,144)	2,66(0,261)	1,56(0,175)
PG			1,42(0,109)	0,248(0,0205)
PH-AR	2,80(0,590)	5,80(2,123)	7,13(1,132)	
PH-AC	6,60(1,995)	7,23(2,799)	8,30(1,649)	2,44(0,295)
PT-AR	0,64(0,120)	0,52(0,078)	0,56(0,161)	
PT-AC	0,34(0,076)	0,76(0,175)	0,63(0,182)	
PB-AG	2,89(0,882)	1,85(0,254)		
S-AR	2,28(0,434)	0,78(0,099)	1,47(0,187)	
S-AC	2,98(1,128)	1,09(0,159)	2,09(0,316)	1,45(0,165)
PG-AR			1,07(0,084)	
PG-AC			1,63(0,149)	0,46(0,039)
AG	16,2(6,30)	1,84(0,376)		
AR	0,63(0,063)	0,85(0,093)	0,80(0,049)	
AC	0,63(0,133)	1,01(0,197)	1,38(0,196)	0,71(0,053)

Tableau (xix). Teneur de la tige en calcium, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	620(80)	490(59)	1100(68)	302(37,1)
PT	84(20,2)	97(23,4)	25(5,2)	
PB	77(7,0)	138(12,8)		
S	354(41,7)	136(20,7)	390(34,9)	270(26,7)
PG			52(4,2)	7,8(0,67)
PH-AR	300(45)	550(131)	670(66)	
PH-AC	640(138)	640(169)	810(112)	282(28,3)
PT-AR	164(36,9)	138(24,6)	128(43,3)	
PT-AC	82(24,5)	189(52,8)	136(47,9)	
PB-AG	450(136)	248(29,5)		
S-AR	410(68)	149(17,9)	253(28,3)	
S-AC	570(232)	205(30,7)	361(56,0)	260(28,4)
PG-AR			111(14,3)	
PG-AC			199(32,4)	82(19,8)
AG	2400(900)	270(53)		
AR	147(16,2)	207(25,7)	179(11,9)	
AC	129(31,9)	208(45,5)	320(58)	154(13,4)

Tableau (xx). Teneur des feuilles en calcium, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	670(89)	530(65)	1180(75)	320(40,8)
PT	49(6,7)	54(7,2)	20(2,3)	
PB	62(5,7)	111(10,5)		
S	283(31,8)	112(16,3)	312(26,7)	218(20,4)
PG			92(5,1)	22,4(1,26)
PH-AR	300(53)	580(167)	700(86)	
PH-AC	640(136)	640(161)	810(114)	277(26,3)
PT-AR	103(17,7)	82(10,1)	75(14,5)	
PT-AC	59(11,5)	128(25,0)	102(24,0)	
PB-AG	480(164)	233(29,0)		
S-AR	320(54)	115(13,7)	197(22,1)	
S-AC	400(124)	171(22,8)	280(36,1)	208(19,3)
PG-AR			103(6,8)	
PG-AC			191(18,6)	69(6,4)
AG	2500(970)	290(56)		
AR	109(12,0)	153(19,2)	132(8,8)	
AC	113(22,7)	173(30,5)	250(37)	135(9,8)

Tableau (xxi). Teneur en calcium de la partie épigée totale, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1310(170)	1030(125)	2300(144)	629(78,5)
PT	136(26,0)	154(29,0)	46(7,4)	
PB	142(12,3)	247(21,9)		
S	640(72,3)	253(36,8)	704(60,6)	491(46,4)
PG			143(8,8)	30,5(1,93)
PH-AR	600(95)	1120(280)	1380(147)	
PH-AC	1290(273)	1290(328)	1630(226)	564(54,6)
PT-AR	272(53,7)	226(34,2)	207(54,4)	
PT-AC	143(35,2)	321(75,1)	240(69,7)	
PB-AG	920(289)	474(55,4)		
S-AR	720(118)	270(31,4)	456(49,3)	
S-AC	950(331)	380(52,8)	640(89,4)	469(46,4)
PG-AR			212(17,7)	
PG-AC			386(45,7)	142(17,9)
AG	4900(1880)	570(110)		
AR	264(28,1)	367(44,0)	320(27,7)	
AC	244(53,9)	384(74,2)	570(92)	291(22,9)

Tableau (xxii). Teneur en calcium des tiges, en kg h^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	8,7(1,11)	6,8(0,82)	15,2(0,94)	4,19(0,516)
PT	1,16(0,281)	1,35(0,325)	0,35(0,072)	
PB	1,07(0,098)	1,91(0,178)		
S	4,92(0,579)	1,89(0,288)	5,41(0,484)	3,75(0,371)
PG			0,72(0,059)	0,108(0,0093)
PH-AR	4,2(0,63)	7,6(1,81)	9,3(0,92)	
PH-AC	8,8(1,92)	8,9(2,35)	11,2(1,56)	3,92(0,393)
PT-AR	2,27(0,513)	1,91(0,341)	1,78(0,602)	
PT-AC	1,13(0,340)	2,63(0,733)	1,88(0,666)	
PB-AG	6,3(1,88)	3,44(0,410)		
S-AR	5,7(0,95)	2,07(0,249)	3,52(0,393)	
S-AC	7,9(3,22)	2,85(0,427)	5,01(0,777)	3,61(0,395)
PG-AR			1,54(0,199)	
PG-AC			2,77(0,450)	1,14(0,275)
AG	33(12,5)	3,8(0,734)		
AR	2,05(0,224)	2,87(0,357)	2,48(0,165)	
AC	1,79(0,444)	2,89(0,631)	4,4(0,80)	2,13(0,186)

Tableau (xxiii). Teneur en calcium des feuilles, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	9,3(1,23)	7,3(0,90)	16,4(1,04)	4,45(0,566)
PT	0,68(0,093)	0,75(0,100)	0,27(0,031)	
PB	0,86(0,079)	1,54(0,146)		
S	3,94(0,442)	1,56(0,226)	4,33(0,371)	3,02(0,284)
PG			1,28(0,071)	0,311(0,0176)
PH-AR	4,2(0,74)	8,0(2,32)	9,8(1,19)	
PH-AC	8,9(1,89)	8,9(2,23)	11,3(1,59)	3,84(0,366)
PT-AR	1,42(0,246)	1,13(0,141)	1,04(0,201)	
PT-AC	0,82(0,160)	1,77(0,348)	1,41(0,333)	
PB-AG	6,6(2,28)	3,23(0,402)		
S-AR	4,4(0,75)	1,60(0,190)	2,74(0,307)	
S-AC	5,5(1,72)	2,38(0,316)	3,88(0,502)	2,89(0,268)
PG-AR			1,44(0,094)	
PG-AC			2,65(0,258)	0,96(0,089)
AG	35(13,4)	4,0(0,78)		
AR	1,51(0,167)	2,13(0,266)	1,83(0,122)	
AC	1,57(0,316)	2,41(0,424)	3,5(0,52)	1,87(0,136)

Tableau (xxiv). Teneur en calcium des parties épigées totales, en kg h^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	18,2(2,36)	14,3(1,74)	32,0(1,99)	8,73(1,901)
PT	1,89(0,360)	2,14(0,403)	0,64(0,103)	
PB	1,98(0,171)	3,44(0,304)		
S	8,90(1,004)	3,51(0,512)	9,78(0,842)	6,82(0,644)
PG			1,98(0,123)	0,423(0,0269)
PH-AR	8,4(1,32)	16(3,9)	19,2(2,04)	
PH-AC	17,9(3,79)	17,9(4,55)	22,7(3,13)	7,83(0,758)
PT-AR	3,78(0,746)	3,14(0,475)	2,87(0,756)	
PT-AC	1,99(0,489)	4,45(1,042)	3,33(0,968)	
PB-AG	12,8(4,01)	6,58(0,770)		
S-AR	10,1(1,64)	3,75(0,435)	6,33(0,685)	
S-AC	13,2(4,60)	5,28(0,733)	8,89(1,242)	6,51(0,644)
PG-AR			2,95(0,246)	
PG-AC			5,36(0,635)	1,98(0,249)
AG	68(26,1)	7,9(1,52)		
AR	3,67(0,391)	5,10(0,6111)	4,44(0,287)	
AC	3,40(0,748)	5,33(1,030)	8,0(1,28)	4,04(0,318)

Tableau (xxv). Teneur en potassium de la tige, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	660(87)	530(69)	1220(80)	300(40)
PT	39(7,5)	47(9,9)	13,9(2,46)	
PB	47(7,2)	111(18,0)		
S	228(33,1)	79(16,0)	283(30,6)	164(20,5)
PG			162(14,2)	24,2(2,31)
PH-AR	270(54)	570(199)	710(104)	
PH-AC	700(263)	790(392)	880(213)	240(34,4)
PT-AR	77(14,9)	64(10,0)	66(19,8)	
PT-AC	34(8,4)	74(16,9)	51(13,3)	
PB-AG	160(41,0)	159(26,1)		
S-AR	248(48,2)	84(11,4)	160(21,1)	
S-AC	340(168)	98(15,6)	216(39,4)	147(20,4)
PG-AR			122(10,5)	
PG-AC			163(16,8)	40(3,5)
AG	710(215)	101(17,4)		
AR	72(7,2)	98(10,8)	91(5,6)	
AC	51(11,9)	84(18,2)	116(18,1)	58(4,7)

Tableau (xxvi). Teneur en potassium des feuilles, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	660(128)	510(98)	1320(115)	260(56)
PT	22(3,4)	25(4,3)	8,6(1,22)	
PB	48(11,2)	145(38,2)		
S	189(24,8)	69(12,7)	234(23,0)	138(15,5)
PG			189(15,1)	31,4(2,72)
PH-AR	240(56)	620(292)	710(119)	
PH-AC	660(269)	740(395)	890(240)	193(29,9)
PT-AR	62(13,6)	46(7,2)	56(17,9)	
PT-AC	25(5,5)	55(12,4)	44(11,8)	
PB-AG	149(41,7)	206(46,5)		
S-AR	215(42,0)	75(10,5)	141(19,0)	
S-AC	290(140)	88(13,7)	186(33,4)	125(16,5)
PG-AR			133(12,0)	
PG-AC			179(19,7)	41(3,3)
AG	530(124)	93(13,4)		
AR	67(8,2)	97(13,5)	86(6,4)	
AC	46(11,3)	77(17,4)	107(17,3)	52(4,4)

Tableau (xxvii). Teneur en potassium de la partie épigée totale, en g x 10^{-3}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1330(205)	1050(160)	2550(188)	570(92)
PT	63(11,2)	75(14,5)	23(3,8)	
PB	97(17,2)	248(47,7)		
S	424(58,6)	151(29,2)	526(54,2)	307(36,4)
PG			350(29,0)	56(5,0)
PH-AR	520(107)	1180(450)	1430(219)	
PH-AC	1400(540)	1570(801)	1800(456)	444(65,2)
PT-AR	145(29,2)	115(18,0)	128(39,7)	
PT-AC	61(14,2)	132(29,7)	97(25,2)	
PB-AG	304(76,0)	351(63,3)		
S-AR	470(89,3)	164(22,1)	308(40,0)	
S-AC	640(310)	189(29,6)	409(73,7)	277(37,4)
PG-AR			257(21,9)	
PG-AC			343(36,0)	82(6,8)
AG	1190(306)	195(29,8)		
AR	144(15,5)	200(23,8)	184(12,1)	
AC	99(23,3)	164(35,7)	226(35,5)	111(9,1)

Tableau (xxviii). Teneur en potassium des tiges, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	9,1(1,21)	7,3(0,96)	17,0(1,11)	4,1(0,56)
PT	0,54(0,105)	0,65(0,138)	0,19(0,034)	
PB	0,66(0,100)	1,54(0,250)		
S	3,16(0,460)	1,10(0,223)	3,94(0,425)	2,27(0,285)
PG			2,25(0,197)	0,34(0,032)
PH-AR	3,8(0,75)	8,0(2,76)	9,8(1,45)	
PH-AC	9,8(3,66)	11,0(5,44)	12,2(2,96)	3,33(0,477)
PT-AR	1,07(0,207)	0,89(0,139)	0,92(0,275)	
PT-AC	0,48(0,116)	1,02(0,234)	0,72(0,185)	
PB-AG	2,23(0,570)	2,20(0,362)		
S-AR	3,45(0,670)	1,17(0,159)	2,22(0,293)	
S-AC	4,7(2,34)	1,36(0,217)	3,00(0,548)	2,04(0,284)
PG-AR			1,69(0,146)	
PG-AC			2,27(0,233)	0,55(0,049)
AG	9,9(2,99)	1,41(0,241)		
AR	1,00(0,010)	1,36(0,151)	1,27(0,078)	
AC	0,71(0,166)	1,17(0,253)	1,62(0,252)	0,80(0,065)

Tableau (xxix). Teneur en potassium des feuilles, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	9,2(1,78)	7,1(1,36)	18,4(1,60)	3,7(0,78)
PT	0,30(0,048)	0,35(0,060)	0,12(0,017)	
PB	0,66(0,156)	2,01(0,530)		
S	2,62(0,345)	0,96(0,176)	3,25(0,320)	1,91(0,215)
PG			2,62(0,210)	0,44(0,038)
PH-AR	3,3(0,77)	8,6(4,05)	9,9(1,65)	
PH-AC	9,2(3,74)	10,3(5,49)	12,4(3,34)	2,69(0,416)
PT-AR	0,86(0,189)	0,64(0,101)	0,77(0,248)	
PT-AC	0,34(0,076)	0,76(0,173)	0,60(0,163)	
PB-AG	2,06(0,580)	2,86(0,646)		
S-AR	2,99(0,583)	1,04(0,145)	1,96(0,264)	
S-AC	4,0(1,94)	1,22(0,191)	2,59(0,463)	1,74(0,229)
PG-AR			1,84(0,166)	
PG-AC			2,49(0,274)	0,57(0,046)
AG	7,3(1,72)	1,30(0,186)		
AR	0,93(0,114)	1,35(0,187)	1,20(0,089)	
AC	0,64(0,156)	1,08(0,242)	1,49(0,241)	0,72(0,061)

Tableau (xxx). Teneur en potassium des parties épigées totales, en kg ha^{-1}, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	18,5(2,85)	14,6(2,23)	35,4(2,61)	7,9(1,28)
PT	0,88(0,156)	1,04(0,201)	0,32(0,053)	
PB	1,35(0,238)	3,44(0,663)		
S	5,89(0,814)	2,10(0,405)	7,31(0,753)	4,26(0,505)
PG			4,87(0,403)	0,78(0,070)
PH-AR	7,3(1,49)	16,4(6,24)	19,8(3,04)	
PH-AC	19,3(7,50)	21,8(11,12)	24,9(6,33)	6,16(0,905)
PT-AR	2,01(0,405)	1,60(0,251)	1,77(0,552)	
PT-AC	0,84(0,197)	1,83(0,413)	1,34(0,350)	
PB-AG	4,22(1,056)	4,87(0,880)		
S-AR	6,53(1,241)	2,27(0,307)	4,27(0,556)	
S-AC	8,9(4,31)	2,62(0,411)	5,68(1,023)	3,84(0,519)
PG-AR			3,57(0,305)	
PG-AC			4,77(0,500)	1,13(0,094)
AG	16,5(4,25)	2,71(0,414)		
AR	2,00(0,215)	2,78(0,331)	2,56(0,168)	
AC	1,37(0,324)	2,27(0,496)	3,14(0,493)	1,54(0,126)

Tableau (xxxi). Teneur en azote de la partie épigée totale de Populus tremuloides, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	189(26,7) B	147(19,4) B	338(22,4) A	88(12,1) D
PH-AR	135(26,4) BC	270(70,3) AB	288(28,0) A	
PH-AC	257(36,1) AB	237(26,4) AB	330(26,3) A	115(14,3) CD

Tableau (xxxii). Teneur en azote de la partie épigée totale de Populus tremuloides, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
PT	19(3,8) AB	22(4,3) AB	6(1,1) C
PT-AR	26(8,5) AB	33(11,4) A	6(1,2) C
PT-AC	16(5,1) B	25(7,0) AB	6(1,3) C

Tableau (xxxiii). Teneur en azote de la partie épigée totale de Populus balsamifera, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy
PB	28(4,4) B	67(11,3) A
PB-AG	22(3,1) B	159(54,2) A

Tableau (xxxiv). **Teneur en azote de la partie épigée totale de Salix alba, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982**

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
S	67(7,8) AB	26(3,9) B	74(6,5) A	51(5,0) AB
S-AR	119(26,7) A	33(6,9) B	68(12,2) AB	
S-AC	96(18,4) A	30(5,6) B	73(8,1) A	81(11,9) AB

Tableau (xxxv). **Teneur en azote de la partie épigée totale de Pinus banksiana, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982**

	Saint-Louis	Amos
PG	117(8,7) A	20(1,5) B
PG-AR	111(13,7) A	
PG-AC	110(7,9) A	19(1,4) B

Table (xxxvi). **Teneur en azote de la partie épigée totale d'Alnus glutinosa, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982**

	Saint-Lambert	Villeroy
AG	940(262) A	144(22,4) C
AG-PB	520(206) A	146(21,0) BC

Tableau (xxxvii). **Teneur en azote de la partie épigée totale d'*Alnus rugosa*, en g x 10^{-2}/arbre, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982**

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
AR	81(7,8) B	109(11,7) B	98(5,7) B
AR-PH	78(11,2) B	97(19,4) B	133(11,4) A
AR-PT	99(18,9) B	66(7,2) B	93(10,1) B
AR-S	102(15,4) B	74(9,0) B	92(9,8) B
AR-PG			92(7,0) B

Tableau (xxxviii). **Teneur en azote de la partie épigée totale d'*Alnus crispa*, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982**

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis
AC	63(13,9) CD	98(19,1) BC	147(23,7) AB
AC-PH	92(19,9) BC	77(18,4) CD	143(21,1) AB
AC-PT	47(18,5) D	126(41,6) ABC	104(28,8) BC
AC-S	117(81,4) ABC	116(23,9) ABC	123(30,5) ABC
AC-PG			210(44,9) A

Tableau (xxxix). Masse, en g/feuille, des feuilles supérieures[1], avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	0,58(0,038)	0,72(0,113)	0,47(0,029)	0,17(0,016)
PT	0,12(0,012)	0,12(0,014)	0,05(0,003)	
PB	0,29(0,027)	0,40(0,037)		
S*	0,45(0,027)	0,33(0,014)	0,22(0,009)	0,31(0,015)
PG*			1,00(0,026)	0,82(0,061)
AG	0,49(0,038)	0,27(0,022)		
AR	0,28(0,009)	0,22(0,015)	0,33(0,09)	
AC	0,19(0,011)	0,16(0,011)	0,22(0,007)	0,17(0,006)

*Salix alba, masse moyenne de 10 feuilles; Pinus banksiana, masse moyenne de 100 feuilles.
[1] 3e et 4e feuilles pour toutes les espèces, sauf Salix (3e, 4e et 5e feuilles) et Pinus banksiana (pousse de l'année).

Tableau (xxxx). Teneur en azote des feuilles supérieures, en pourcentage, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1,36(0,054)	1,52(0,150)	1,27(0,031)	1,78(0,046)
PT	2,09(0,063)	2,24(0,069)	2,02(0,063)	
PB	1,84(0,102)	2,13(0,102)		
S	1,97(0,092)	1,96(0,092)	2,01(0,072)	2,39(0,094)
PG			1,81(0,017)	1,79(0,039)
AG	3,16(0,112)	3,31(0,16)		
AR	2,75(0,071)	2,82(0,053)	3,13(0,037)	
AC	2,60(0,078)	2,77(0,103)	3,30(0,029)	2,88(0,039)

Tableau (xxxxi). Teneur en phosphore des feuilles supérieures, en ppm, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	1100(33)	1820(91)	2080(70)	2080(95)
PT	1520(61)	2210(66)	2780(85)	
PB	1280(74)	2470(145)		
S	1650(52)	2380(146)	2830(109)	2640(96)
PG			1470(16)	1570(35)
AG	1570(73)	2060(84)		
AR	1620(54)	1660(71)	1780(35)	
AC	1320(35)	1610(51)	1860(36)	1470(27)

Tableau (xxxxii). Teneur en magnésium des feuilles supérieures, en ppm, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	4460(183)	2060(145)	2590(93)	3180(167)
PT	2700(231)	1930(117)	2180(130)	
PB	3550(253)	2630(190)		
S	5490(530)	2650(184)	3090(123)	3510(133)
PG			1210(16)	1400(45)
AG	2610(162)	1760(184)		
AR	1870(97)	970(73)	1860(37)	
AC	2130(127)	1170(80)	2120(55)	2220(94)

Tableau (xxxxiii). Teneur en calcium des feuilles supérieures, en ppm, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	6880(177)	2300(128)	2990(108)	5810(616)
PT	12840(520)	9690(502)	12850(418)	
PB	10030(666)	4290(306)		
S	10910(416)	7990(549)	5240(363)	8420(1063)
PG			1410(34)	2050(138)
AG	5850(631)	6020(402)		
AR	5330(171)	3490(194)	5380(209)	
AC	6980(378)	4700(173)	7380(247)	7080(163)

Tableau (xxxxiv). Teneur en potassium des feuilles supérieures, en ppm, avec erreur-type de la moyenne entre parenthèses, à l'automne 1982

	Saint-Lambert	Villeroy	Saint-Louis	Amos
PH	3920(242)	7620(507)	12290(407)	9370(426)
PT	4650(261)	5460(197)	6970(320)	
PB	5280(409)	6970(612)		
S	5570(480)	6600(552)	21330(862)	15050(982)
PG			3990(74)	4200(148)
AG	4440(264)	4040(376)		
AR	4380(265)	3760(306)	5850(147)	
AC	4210(216)	4210(311)	6540(157)	4320(103)

ANNEXE IV

Codes

A: Aulne glutineux
P: Hybride du peuplier (sur le terrain) et faux-tremble (dans la serre vitrée)
AP: Peuplier et aulne dans les proportions indiquées
Δ feuilles + tiges: Différence entre les tiges avec feuilles à l'atuomne et les tiges au printemps.
Les lettres a à e qui suivent les données indiquent une différence significative lorsqu'elles sont différentes (test de Dunn).

Tableau (i). Production de biomasse lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval au printemps 1982 (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Masse anhydre des tiges (g) P	A	AP
33	3A	-	21c	21b
	2A 1P	26a,b[1]	19c	21b
	1A 2P	27b,c	18c	24c
	3P	9c	-	9c
66	3A	-	25b	25a
	2A 1P	35a	19c	23b
	1A 2P	23c	33a	27b
	3P	22b,c	-	22c
99	3A	-	21b,c	21a,b
	2A 1P	11c	22b,c	19b
	1P 2P	21a,b	21b,c	21b
	3P	25a,b	-	25b,c

A = Alnus glutinosa
P = Peuplier hybride
1 = test de Dunn (0,3 pour AP; 0,225 pour A & P)

Tableau (ii). Production de biomasse à l'automne 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Biomasse - masse anhydre (g) Feuillage P	Feuillage A	Feuillage AP	Tiges P	Tiges A	Tiges AP	Feuillage + tiges P	Feuillage + tiges A	Feuillage + tiges AP
33	3A	-	23d	23d	-	83d	83c,d	-	106c	106c,d
	2A 1P	40a	25d	29d	152a	87d	104b,c	192a	112c	133b,c,d
	1A 2P	27b	24d	26d	108b	78d	95c,d	135b	102c	121c,d
	3P	14c	-	14d	52c	-	52e	66c	-	66e
66	3A	-	64b,c	64a	-	122c	122a,b	-	186b	186a
	2A 1P	45a,b	52c	51b,c	106b	100c,d	101c,d	151b	153b,c	152b,c
	1A 2P	44a,b	106a	79a,b	105b	207a	163a,b	150b	313a	242a
	3P	34b	-	34d	82b	-	82d,e	116b	-	116d
99	3A	-	80a,b	80a	-	156a,b	156a	-	237a	237a
	2A 1P	25b,c	73a,b,c	66b	63b,c	142b,c	130a,b	88b,c	215a,b	196a,b
	1A 2P	21b,c	56b,c	41c,d	53b,c	108c,d	84c,d,e	74b,c	165b,c	125c,d
	3P	54a,b	-	54b,c,d	126a,b	-	126b,c,d	180a,b	-	180b,c,d

Tableau (iii). Production de biomasse au cours de l'été 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Biomasse - masse anhydre (g) ΔTiges P	ΔTiges A	ΔTiges AP	ΔFeuillage + tiges P	ΔFeuillage + tiges A	ΔFeuillage + tiges AP
33	3A	-	62c	62d,e	-	85c	85d,e
	2A 1P	126a	68c	83d	166a	93c	112c,d
	1A 2P	81b,c	60c	71d,e	108b,c	84c	97d,e
	3P	43d	-	43e	57d	-	57f
66	3A	-	97a,b	97a,b	-	161d	161b
	2A 1P	71a,b,c	81b,c	78b,c	116b,c	134b	129b,c,d
	1A 2P	82a,b,c	174a	136a,b	127b,c	280a	215a,b
	3P	60a,b,c	-	60c	94b,c,d	-	94e,f
99	3A	-	135a	135a	-	216a	216a
	2A 1P	52b,c,d	120a,b	111a,b,c	77b,c,d	193a,b	177b,c
	1A 2P	32c,d	87b,c	63c	53c,d	144b	104d,e,f
	3P	101a,b	-	101a,b,c	155a,b	-	155b,c

Tableau (iv). Production de biomasse au printemps 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Masse anhydre des tiges (kg ha^{-1}) P	A	AP
33	3A	-	1900a	1900a
	2A 1P	560a,b	1100b	1660a
	1A 2P	1200a	530c	1730a
	3P	740a,b	-	740b
66	3A	-	490c	490b
	2A 1P	170b	230d	400b
	1A 2P	170b	220d	390b
	3P	280b	-	280b
99	3A	-	200d	200b
	2A 1P	22b	150d	172b
	1A 2P	85b	67d	152b
	3P	140b	-	140b

Tableau (v). Production de biomasse à l'automne 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces		Biomasse - masse anhydre (g) Feuillage P	Feuillage A	Feuillage AP	Tiges P	Tiges A	Tiges AP	Feuillage + tiges P	Feuillage + tiges A	Feuillage + tiges AP
	3A		-	2100a	2100a	-	7600a	7600a	-	9700a	9700a
	2A	1P	820a,b	1400b	2220a	3100a,b	4800b	7900a	3920a,b	6200b	10120a
33	1A	2P	1100a	690d	1790a,b	4300a	2300c	6600a	5400a	2990c,d	8390a
	3P		1000a	-	1000b,c,d	3800a	-	3800b	4800a	-	4800b
	3A		-	1200b,c	1200b,c	-	2300c	2300b,c	-	3500c	3500b,c
	2A	1P	150b,c	620d,e	770c,d	360c	1200c,d	1560b,c	510b,c	1820c,d,e	2330b,c
66	1A	2P	210b,c	680d	890c,d	500c	1300c,d	1800b,c	710b,c	1980c,d,e	2690b,c
	3P		310b,c	-	310d	750b,c	-	750c	1060b,c	-	1060c
	3A		-	740c,d	740c,d	-	1400c,d	1400b,c	-	2140c,e	2140b,c
	2A	1P	32c	470d,e	502c,d	78c	910d	988c	110c	1380d,e	1490b,c
99	1A	2P	46c	170e	216d	120c	330d	450c	166c	500e	666c
	3P		200b,c	-	200d	470c	-	470c	670b,c	-	670c

Tableau (vi). Accroissement de la biomasse au cours de l'été 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Biomasse - masse anhydre (g)					
		ΔTiges			ΔFeuillage + tiges		
		P	A	AP	P	A	AP
33	3A	-	5700a	5700a		7800a	7800a
	2A 1P	2540a	3700b	6240a	3360a	5100b	8460a
	1A 2P	3100a	1770c,d	4870a	4200a	2460c,d	6660a
	3P	3060a	-	3060a	4060a	-	4060b
66	3A	-	1810c	1810b,c	-	3010c	3010b,c
	2A 1P	190b	970c,d,e	1160b,c	340b	1590c,d,e	1930b,c
	1A 2P	330b	1080c,d,e	1410b,c	540b	1760c,d,e	2300b,c
	3P	470b	-	470c	780b	-	780c
99	3A	-	1200c,d	1200b,c	-	1940c,d	1940b,c
	2A 1P	56b	760d,e	816c	88b	1230d,e	1318b,c
	1A 2P	35b	263e	298c	81b	433e	514c
	3P	330b	-	330c	530b	-	530c

Tableau (vii). Fixation d'azote au printemps 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote des tiges (g)		
		P	A	AP
33	3A		0,34c	0,34a,b
	2A 1P	0,18a,b	0,31c	0,28c,d
	1A 2P	0,19b,c	0,28c	0,22e,f
	3P	0,06c	-	0,06h
66	3A	-	0,40b	0,40a
	2A 1P	0,24a	0,31c	0,29b,c
	1A 2P	0,15c	0,53a	0,32c,d
	3P	0,15b,c	-	0,15g,h
99	3A	-	0,33b,c	0,33a,b
	2A 1P	0,07c	0,35b,c	0,29b,c
	1A 2P	0,14a,b	0,33c	0,22d,e
	3P	0,17a,b	-	0,17f,g

Tableau (viii). Fixation de l'azote à l'automne 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote (g) Feuillage P	Feuillage A	Feuillage AP	Tiges P	Tiges A	Tiges AP	Feuillage + tiges P	Feuillage + tiges A	Feuillage + tiges AP
	3A	-	0,72d	0,72d	-	0,61c	0,61c,d	-	1,33d	1,33d
	2A 1P	0,65a	0,76d	0,73d	0,51a	0,64c	0,61c,d	1,16a	1,40d	1,34d
33	1A 2P	0,44a	0,74d	0,56d	0,40a,b	0,59c	0,48e	0,84b	1,33d	1,04d
	3P	0,23b	-	0,23e	0,20c	-	0,20f	0,43c	-	0,43e
	3A	-	2,04b,c	2,04a	-	0,85b	0,85a,b	-	2,89b,c	2,89a
	2A 1P	2,27a	1,67c	1,80b,c	0,49a,b	0,73b,c	0,68c,d	2,76b	2,40c	2,48b,c
66	1A 2P	1,97a	3,70a	2,95a,b	0,49a,b	0,81a	0,67b,c	2,46b	4,51a	3,62a,b
	3P	1,31a	-	1,31d	0,38a,b	-	0,38e	1,69b	-	1,69d
	3A	-	2,63a,b	2,63a	-	0,99a	0,99a	-	3,62a,b	3,62a
	2A 1P	0,78a,b	2,40a,b,c	2,15a,b	0,29a,b,c	0,87a,b	0,78b,c	1,07b,c	3,27a,b,c	2,93a,b
99	1A 2P	0,58a,b	1,81b,c	1,28c,d	0,24b,c	0,74b,c	0,52d,e	0,82b,c	2,55b,c	1,80d
	3P	2,77a	-	2,77c,d	0,58a,b	-	0,58d,e	3,35a,b	-	3,35c,d

Tableau (ix). Fixation de l'azote au cours de l'été 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (plant individuel)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote (g)					
		ΔTiges			ΔFeuillage + tiges		
		P	A	AP	P	A	AP
33	3A	-	0,27d	0,27d,e	-	0,99c	0,99d
	2A 1P	0,33a	0,33c,d	0,33c,d	0,98a	1,09c	1,06d
	1A 2P	0,21a,b	0,31c.d	0,26d,e	0,65b,c	1,05c	0,82d
	3P	0,14c	-	0,14f	0,37d	-	0,37e
66	3A	-	0,45b	0,45b	-	2,49b	2,49a,b
	2A 1P	0,25b,c	0,42b,c	0,39b,c,d	2,52a,bc	2,09b	2,19c
	1A 2P	0,34b,c	0,28d	0,35b,c	2,31a,b,c	3,98a	3,30b,c
	3P	0,23b,c	-	0,23e,f	1,54a,b,c	-	1,54d
99	3A	-	0,66a	0,66a	-	3,29a	3,29a
	2A 1P	0,22a,b,c	0,52a,b	0,49b	1,00b,c,d	2,92a,b	2,64a,b,c
	1A 2P	0,10c	0,41b,c	0,30d,e	0,68c,d	2,22b	1,58d
	3P	0,41a,b	-	0,41c,d,e	3,18a,b	-	3,18c,d

Tableau (x). Fixation de l'azote au printemps 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote des tiges (kg ha^{-1})		
		P	A	AP
33	3A	-	30a	30a
	2A 1P	4a,b	18b	22a
	1A 2P	9a	8c	17a
	3P	5a,b	-	5b
66	3A	-	8c	8b
	2A 1P	1b	4d	5b
	1A 2P	1b	3d	4b
	3P	2b	-	2b
99	3A	-	3d	3b
	2A 1P	0b	2d	2b
	1A 2P	1b	1d	2b
	3P	1b	-	1b

Tableau (xi). Fixation de l'azote (minéralomasse) à l'automne 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote (kg ha^{-1})								
		Feuillage			Tiges			Feuillage + tiges		
		P	A	AP	P	A	AP	P	A	AP
33	3A	-	65a	65a	-	55a	55a	-	120a	120a
	2A 1P	13a,b	43b	56a,b	10a,b	36b	46a	23a,b,c	79b	102a
	1A 2P	18a	21c,d,e	39b,c	16a	17c	33b	34a	38c,d	72b
	3P	16a,b	-	16d,e	14a	-	14c	30a,b	-	30c,d
66	3A	-	38b,c	38b,c	-	16c	16c	-	54c	54b,c
	2A 1P	8a,b	20d,e	28c,d,e	2c	9d	11c,d	10b,c	29d,e	39c,d
	1A 2P	10a,b	23c,d	33c,d	2c	5d	7c,d	12a,b,c	28d,e	40c,d
	3P	12a,b	-	12d,e	4b,c	-	4d	16a,b,c	-	16d
99	3A	-	24c,d	24c,d,e	-	9d	9c,d	-	33c,d	33c,d
	2A 1P	1b	16d,e	17d,e	0c	6d	6c,d	1c	22d,e	23d
	1A 2P	1b	5e	6e	1c	2d	3d	2c	7e	9d
	3P	10a,b	-	10e	2c	-	2d	12a,b,c	-	12d

Tableau (xii). Production d'azote (minéralomasse) au cours de l'été 1982 lors de l'expérience sur le terrain du campus de l'Université Laval (par hectare)

Espacement (cm)	Rapport des espèces	Minéralomasse de l'azote (kg ha^{-1})					
		ΔTiges			ΔFeuillage + tiges		
		P	A	AP	P	A	AP
33	3A	-	25a	25a	-	90a	90a
	2A 1P	6a	18b	24a	19a,b	61b	80a
	1A 2P	7a	9c	16b	25a	30c,d	55b
	3P	9a	-	9c	25a	-	25c,d,e
66	3A	-	8c	8c,d	-	46b,c	46b,c
	2A 1P	1b	5c,d,e	6c,d,e	9a,b	25d,e	34b,c,d,e
	1A 2P	1b	2d,e	3d,e	11a,b	25d,e	36b,c,d
	3P	2b	-	2e	14a,b	-	14d,e
99	3A	-	6c,d	6c,d,e	-	30c,d	30b,c,d,e
	2A 1P	0b	4d,e	4d,e	1b	20d,e	21d,e
	1A 2P	0b	1e	1e	1b	6e	7e
	3P	1b	-	1e	11a,b	-	11d,e

Tableau (xiii). Concentration de $N\text{-}NO^{-}_{3}$ dans les lysimètres lors des expériences sur le terrain du campus de l'Université Laval

Rapport des espèces	NO_3-(ppm)
3A	15a
2A 1P	7b
1A 2P	4b
3P	0,5b

N.B.: La concentration d'ammonium (NH_4+) était très faible par rapport à celle du nitrate (NO_3-) et ne présentait aucune tendance particulière.

Tableau (xiv). Analyses au ^{15}N de différents systèmes évaluant la fixation d'azote par l'aulne lors d'expériences sur le terrain du campus de l'Université Laval

Traitement	^{15}N % A	δ
Sol	0,36928	8,0
Aulne ne fixant pas N dans le sol	0,36607	-0,7
Aulne fixant N dans le sol	0,36504	-3,5
Aulne fixant N seulement	0,36454	-4,9